ÜBER DIE POLYEMBRYONIE BEI EUGENIA

VON

L. VAN DER PIJL.

Inhaltsverzeichnis.

EINLEITUNG.

In den folgenden Seiten bietet der Verfasser eine zytologische Studie über tropische Pflanzen. Die Literatur umfasst bereits viele derartige Untersuchungen und zwar meist von Forschern, die bloss vorübergehend in den Tropen sammelten und dann das Material in Europa bearbeiteten. Dies hat den Vorzug, dass in kurzer Zeit viel gesammelt werden und die Bearbeitung später in gut ausgerüsteten Laboratorien geschehen kann. Andrerseits müssen wir aber den Nachdruck darauf legen, dass eine zytologische Untersuchung nicht im blossen Schneiden von Präparaten liegt, sondern dass stets lebendes Material zu allerhand Zwecken notwendig ist, weil manche Fragen sich erst während der Arbeit zeigen. Darum scheint mir neben anderen, mehr oder weniger vollständigen Laboratoriumsstudien diese an Ort und Stelle ausgeführte Untersuchung gerechtfertigt.

Die vorliegende Studie ist eine ausführlichere Bearbeitung eines Vortrages, der auf dem 6. Niederländisch-Indi-

schen Naturwissenschaftlichen Kongress in Bandoeng gehalten wurde und über den ein Autoreferat in den Abhandlungen erschienen ist 17).

Die Untersuchungen wurden wesentlich während der Arbeit am Christlichen Lyceum zu Bandoeng ausgeführt. Der Verfasser fühlt sich dem Rektor, Herrn Dr. S. C. Meyering, für das freundliche Entgegenkommen bei seinen Untersuchungen zu grossem Danke verpflichtet.

I. ABSCHNITT.

ALLGEMEINES ÜBER POLYEMBRYONIE.

§ 1. Klassifizierung der bekannten Fälle.

Unter Polyembryonie versteht man jene Erscheinung, dass aus einem Samen mehrere Keimpflanzen entstehen. Dies kann verschiedene Ursachen haben. Darum ist es begreiflich, dass die Polyembryonie in den bekannten Fällen auch grundverschieden ist.

Die hier folgende Übersicht stellt die Fälle gruppenweise zusammen (Siehe auch 7):

A. Bei Viscum-Arten weiss man, dass zwei Samenknospen zu einem samenähnlichen Gebilde verschmelzen können, so dass die Polyembryonie nur eine scheinbare ist, da wir eigentlich jedesmal zwei Samen auslegen.

B. Bei vielen Pflanzen werden als Regel, öfters noch als Abnormität, Samenknospen gefunden, die mehrere Keimsäcke enthalten. Beispiele: Viscum album, Cheiranthus Cheiri, Alnus rugosa und viele Orchideen, Poa pratensis.

C. Spaltung des jungen Keimes führt ebenfalls zu Polyembryonie, was bei Coniferen sogar Regel ist. Bei einigen Angiospermen, z.B. aus den Gattungen Vincetoxicum, Erythronium und bei Tulipa Gesneriana, entstehen aber auf dem jungen Embryo mehrere Vegetationspunkte,

die sich emanzipieren und verschiedene Keime liefern. Diese Fälle sind vollkommen mit identischen Zwillingen beim Menschen, mit der Polyembryonie bei den Chalcididen und dem Gürteltiere Fatusia zu vergleichen. Neuerdings hat Kappert 14) diese Spaltung auch bei Linum nachgewiesen.

D. Eine besondere Gruppe wird von den Pflanzen mit Synergidenembryonen gebildet, wie Delphinium, Najas, Gastrodia, Allium odorum und andere Liliaceae. Gewöhnlich wird dann nur eine Synergide zum Embryo. Dies hat nach Schürhoff 20) die theoretische Bedeutung, dass diese Synergide die Schwesterzelle der Eizelle ist. Auch die Antipodenembryonen bei Allium odorum und Alnus rugosa 30) sollten in dieser Gruppe genannt werden, handelt es sich doch auch hier um die Entwicklung einer vegetativen Zelle der geschlechtlichen Generation. Auch bei Farnen mit diploiden Prothallien hat man diese Erscheinung konstatiert. Der Fall Linum 14) ist noch nicht geklärt.

E. Zur grössten Gruppe gehören jene Fälle von Nucellarembryonie, in denen durch Sprossung aus dem Nucellusgewebe adventive Embryonen in den Keimsack hineinwachsen. Strasburger beschrieb dies bereits in 1878 für Funkia ovata (Hosta) und seitdem hat man eine Reihe von Pflanzen entdeckt, die dasselbe zeigen: Xanthoxylum Bungei, Opuntia vulgaris und andere Arten, Nothoscordum fragrans, Spathiphyllum Potinii, Zygopetalum Mackayi, Alchemilla pastoralis, Allium odorum, Calycanthus occidentalis, Spiranthes (Gyrostachys) cernua, Ficus Roxburghii, Mangifera odorata u.a., Evonymus latifolius, Clusia, Garcinia Mangostana, Euphorbia dulcis, Alnus rugosa und Caelebogyne (Alchornea) ilicifolia. Einzelheiten darüber findet man bei Ernst 7), Schürhoff 23) und Schnarf 19).

Kurz sei noch erwähnt, dass die Eizelle bisweilen bestehen

bleibt, oft aber auch degeneriert; die Nucellarwucherungen entstehen bisweilen selbständig, benötigen daneben aber oft auch vorherige Befruchtung. Gewöhnlich entsteht die Wucherung nur aus dem Nucellus, manchmal aber auch aus dem Integument (Allium, Zygopetalum). Die Embryonen können sowohl basal (Alchemilla) als auch apikal im Keimsack entstehen.

Es sind vielerlei Kombinationen, besonders zwischen den Gruppen D und E möglich (Alnus, Allium, Zygopetalum u.a.).

Alnus rugosa soll nach Woodworth 30) überzählige Embryonen aus dem Endosperm bekommen. Diese Angabe bedarf aber noch der Bestätigung, um so mehr, als frühere Untersuchungen über eine derartige Entstehungsweise des Embryos bei Balanophora 28, 8), denen man grosse Bedeutung zugemessen hat, sich als irrig herausstellten (Man vergleiche jedoch 9), wo Haberlandt wieder einen Endospermembryo bei Hieracium beschreibt).

Soweit unsere bisherigen Kenntnisse. Die Literatur über die Phylogenie und Physiologie der Polyembryonie wird im 4. Abschnitt besprochen werden. Im neuen Linsbauerschen Handbuche 19) werden noch viele andere, meistens ungeklärte Polyembryonieangaben erwähnt.

§ 2. Verwandte Erscheinungen.

Eine allgemeine Übersicht über das Wesen der Polyembryonie kann gegenwärtig noch nicht gegeben werden. Die Erscheinung an sich ist bei den verschiedenen Pflanzen nicht wesensgleich und hat als solche auch keine einheitliche Bedeutung. Darum wollen wir hier nur einiges über die Nomenklatur der Erscheinungen anführen, die sich um die Polyembryonie gruppieren, sie begleiten und vielleicht auch mit ihr in kausalem Zusammenhang stehen. Ich meine die Apogamie, Parthenogenesis, Aposporie u.s.w., welche in der folgenden Übersicht zusammengestellt sind:

Entstehung des Keimes	Nomenklatur nach den verschiedenen Autoren			
1. Unbefruchtete haploide Eizelle	Parthenogen. (Ernst)	generativ	Parthenog. (Strasburger)	
2. Unbefr. diploide Eizelle. Keine sexuelle Fortpfl.	Apogamie (Ernst)	Parthenogen. (Winkler)		
3. Unbefr. diploide Eizelle. Auch sexuelle Fortpfl.	Parthenogenesis (Ernst)		Apogamie (Strasburger)	Apogamie de Bary.
4. Unbefr. dipl. Eizelle. Bestäubung notwendig	Apogamie (Ernst) Pseudogamie	somatisch		
5. Vegetat. Zelle des dipl. Gametophyten	Pseudoparthenog. (Ernst)	somatisch		
6. Keimsack, der von Sporophytgewebe herstammt	Aposporie	Apogamie (Winkler)		
7. Veget. Zelle des hapl. Gametoph.	Antipodenembryonie	generativ		
8. Direkt aus Sporoph. gewebe im Keimsack	Nucellarembryonie	Ungeschlechtliche Fortpfl. (Winkler)		
9. Teil des Sporoph.	Ungeschlechtl. Fortpflanzung			

Unter Aposporie verstehen alle Autoren den Wegfall der Fortpflanzung durch Sporen und Zeugung der geschlechtlichen Phase unmittelbar aus dem Gewebe des Sporophyten. Die Begriffe Apogamie und Parthenogenesis haben aber oft ihre Bedeutung gewechselt, seitdem De Bary diese Fortpflanzungserscheinungen zusammenfasste.

Die vorhergehende Tabelle zeigt, welche Gegensätze zwischen den Auffassungen Winklers und Strasburgers bestehen, Auffassungen, die auch heute noch einander gegenüberstehen. Nach Winkler 29) spricht man von Parthenogenesis, wenn die Pflanze aus der unbefruchteten Eizelle, von Apogamie, wenn sie aus einer Körperzelle entsteht. Strasburger aber meint, dass eine diploide

Eizelle eigentlich keine Eizelle ist, und rechnet Gruppe 2 und 3 zur Apogamie. Es liegt nicht in der Absicht des Verfassers, hier eine kritische Besprechung der verschiedenen Benennungen zu geben, sondern nur, die später benötigten Begriffe zu definieren.

Ernst nimmt wieder eine andere Unterscheidung vor. Er versteht unter Parthenogenesis die Entwicklung von Eizellen bei sexuell funktionsfähigen Pflanzen und unter Apogamie die obligat apomiktische Vermehrung von Pflanzen mit Geslechtsverlust.

§ 3. Polyspermie und Polyembryonie.

Noch zwei weitere Begriffe gibt es, die einander gegenüber gestellt werden müssen, nämlich Polyspermie und Polyembryonie. Anlass dazu gibt eine Publikation von Hille Ris Lambers 13), die geeignet ist, in Fachkreisen Verwirrung zu stiften. Dieser Autor schreibt nämlich über die Coffea-Frucht: „Um Polyspermie handelt es sich, wenn jedes Fruchtfach 1 Samen enthält und mehrere Fächer vorhanden sind, um Polyembryonie, wenn jedes Fruchtfach 2 oder mehr Samen umfasst" (Im ersten Fall sind in der Frucht viele, im zweiten die gewöhnlichen 2 Kerne vorhanden). Diese Auffassung ist grundsätzlich falsch, leider aber gebräuchlich. Die Verwirrung rührt wahrscheinlich von einer falschen Deutung der Arbeiten Zimmermanns 31) und Hanauseks 10) her. Was im Endokarp (der s.g. *„hoornschil"*) sitzt und als samenähnliches Gebilde aus der Frucht kommt, ist morphologisch kein Samen. Wenn in diesem Kern mehrere Embryonen stecken, die aus verschiedenen Samenknospen entstanden, so handelt es sich nicht um Polyembryonie. In Abb. 3 der Verhandlung (nach Hanausek), in welcher 3 ineinander gefaltete Endospermen abgebildet sind, wird nicht angegeben, wo und wie die Samenhäute liegen; und doch ist dies von wesentlicher Bedeutung. In der Arbeit Hanauseks

aber wird erwähnt, dass in diesem Falle jedes Endosperm seine eigene Samenhaut hatte; es handelte sich also um drei Samen, die miteinander verwachsen sind. Wir finden bei Hille Ris Lambers auch eine Abbildung von 2 Keimpflanzen, welche aus einem Endosperm hervorsprossen. Dies könnte echte Polyembryonie sein, wenn nicht (was auch Lambers für möglich hält) zwei Embryonen im Laufe der Entwicklung miteinander verwachsen sind. Eine genaue zytologische Untersuchung nach dem regelmässigen Vorkommen dieser echten Polyembryonie fehlt vorläufig noch.

II. ABSCHNITT.

POLYEMBRYONIE BEI EUGENIA.

§ 4. Arten mit und ohne Polyembryonie.

In dem Buche von J. J. Ochse: *„Indische Vruchten"* (Batavia, 1927), das von den meisten tropisch-javanischen Früchten Abbildungen und Beschreibungen enthält, heisst es, dass Eugenia Jambos L. (Jambosa vulgaris D. C.) aus einem Samen mehrere Keimpflanzen liefere. Der als *„Djambu aier mawar"* bekannte Baum liefert essbare Früchte von auffallendem Wohlgeruch, die darum auch kultiviert werden. In den Hausgärten und Kampongs von Bandoeng fand ich ihn in einigen Exemplaren und konnte so dieses Thema untersuchen. Leider war dies aber im eigenen Garten nicht möglich, sodass die Früchte mangels Überwachung stets vorzeitig abgepflückt wurden. Die einzelnen Exemplare werden im Folgenden durch Hinzufügung einiger Buchstaben unterschieden (Siehe S. 170).

Zunächst zeigte es sich, dass tatsächlich fast alle Samen polyembryonal waren. Sie enthielten bis zu 13 Embryonen (Siehe Abb. 1). Beim Keimen entstanden aber meistens nur 2—4 gute Pflanzen.

Diese Polyembryonie war, wie ich später von Dr. Beumée, damals Chef des Herbariums in Buitenzorg, hörte, schon von dem Britisch-Indischen Botaniker N. K. Tiwary untersucht worden 26). Die Abhandlung Tiwary's bezieht sich namentlich auf die Art Eugenia Jambolana, wahrscheinlich E. Jambolana Lam. (mehr bekannt unter dem Namen E. Cumini (L) Merr.), eine Pflanze, die auf Java als *„djuwet"* oder *„dhjamblang"* bekannt ist. Die Abbildungen der Samen und Blätter stimmen mit denjenigen von E. Cumini überein. E. Jambos wird aber ebenfalls als polyembryonal beschrieben und abgebildet. Mit negativem Resultate untersuchte Tiwary die Arten E. grandis, E. formosana und E. caryophyllata.

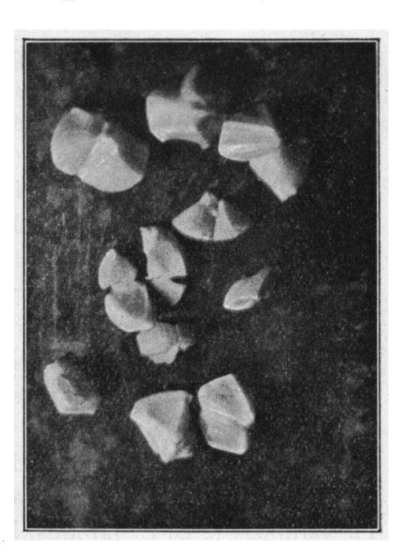


Abb. 1.
E. Jambos. Embryonen aus einem Samen.

Ich kann diesen jetzt noch hinzufügen: E. Michelii Miq., E. javanica Lam. *(djambu semarang oder tersana)*, E. densiflora (Bl.) A.D.C., E. bancana, E. Cumini (L) Merr., E. polycephala Miq. (*kupa* oder *gowok*), E. operculata Roxb. *(salam)*.

Dass ich im Gegensatz zu Tiwary bei E. Cumini keine Polyembryonie fand, lässt sich wohl auf das Bestehen von verschiedenen Formen zurückführen, die nach Heyne 12), und einer privaten Mitteilung aus Madura, tatsächlich vorkommen. Ich konnte anfänglich nur Samen einer einzigen Lokalität untersuchen, da diese Art in Bandung selten ist und eher in der heissen Ebene kultiviert wird.

Die sehr polymorphe Gattung Eugenia umfasst ausser den genannten Arten noch viele andere, sodass sich im Laufe der Zeit wohl mehr Beispiele werden nachweisen lassen. Vorläufig kann ich bloss noch E. malaccensis Lam. *(djambu bol)* nennen.

§ 5. Die Gattung Eugenia.

Eugenia hat zahlreiche südamerikanische Formen; doch sind viele auch auf Java endemisch. Die Herkunft der meisten kultivierten Arten ist zweifelhaft. E. malaccensis ist nach Miquel in Niederländisch-Indien (ausserhalb Javas) einheimisch. Berg (Flora Brasiliensis) gibt als Heimat die Molukken an. Nach Koorders (Exkursionsflora von Java) trifft dies auch für E. Jambos und E. javanica zu. E. Cumini soll auf Java wildwachsend gefunden worden sein (Miquel und Heyne). Übrigens sind die kultivierten Arten noch wenig domestiziert und bedürfen sehr der Veredelung zu richtigen Fruchtbäumen. So sieht z.B. E. polycephala mit ihren saftigen Früchten in den Kampongs noch ebenso aus wie im Urwald.

Die Gattung Eugenia wird in mehrere Sektionen aufgeteilt, die auch als Genera aufgefasst werden können:

1). Jambosa (z.B. E. Jambos, E. javanica, E. aquea, E. polycephala, E. densiflora, E. malaccensis.)
2). Caryophyllus (E. aromatica O.K.)
3). Eugenia (E. Michelii).
4). Syzygium (E. Cumini).

Polyembryonie ist also bei zwei verschiedenen Sektionen zu finden.

§ 6. Abnorme Keimpflanzen.

Tiwary beschreibt eine Form der Verwachsung von Keimpflanzen, die ich auch bei E. Jambos wahrnehmen konnte. In Abb. 2 wird das untere Ende eines Keimlings mit Wurzel, vier Kotylen und zwei Stengeln abgebildet. Mö-

glicherweise handelt es sich um einen Embryo, der unvollständig gespalten ist. Wie wir gleich sehen werden, ist dies sehr wohl möglich. Tiwary fand dieselbe Erscheinung auch bei den nicht polyembryonalen Arten E. grandis und E. formosana und nennt sie dort: „*a belated attempt in the organisation of distinct embryos*", also eine Erscheinung, die als Vorläuferin der Polyembryonie betrachtet werden könnte. Der Keimstengel war bisweilen bis zum Grunde

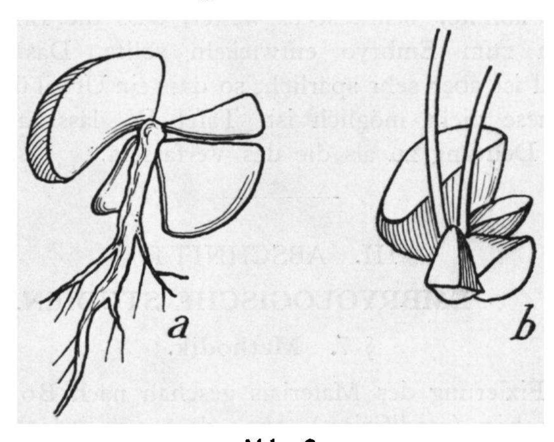


Abb. 2.
E. Jambos. Doppel-Keim.

„gespalten"; in einem Falle gab es einen Stengel mit vielen Keimwurzeln.

Wenn Tiwary's Auffassung sich als richtig herausstellen sollte, so hätten wir bei E. cumini eine Kombination der Gruppen C und E vor uns. In dieser Reihenfolge müssen sie sich nach Tiwary auch auseinander entwickelt haben, doch gibt es dafür in der Literatur keine Anhaltspunkte. Über die Möglichkeit der Spaltung in Kombination mit der Entstehung der Embryonen durch Nucellarsprossung wird später noch zweimal die Rede sein (S. 137 und 156).

Es wäre auch möglich, dass Gebilde, wie sie in Abb. 2. dargestellt werden, durch Verwachsung entstehen. Bei

E. formosana und E. grandis ist dies aber ausgeschlossen, da hier keine primäre Polyembryonie festgestellt wurde. Wohl kündigt Tiwary die ausführliche Beschreibung der Zytologie erst für später an, gibt aber hier bereits einige vorläufige Mitteilungen darüber. T. denkt an eine Art der Aposporie durch Nucelluszellen, die den Keimsack verdrängen und selbst zu Keimsäcken werden, wie wir es bei Hieracium sehen. Weil er keine Pollenschläuche beobachten konnte, schliesst er weiter, dass die Eizelle sich apogam zum Embryo entwickeln sollte. Das Beweismaterial ist aber sehr spärlich, so dass ein Urteil über seine Hypothese nicht möglich ist. Tafel IX lässt auch eine andere Deutung zu als die des Verfassers.

III. ABSCHNITT.

EMBRYOLOGISCHE STUDIEN.

§ 7. Methodik.

Die Fixierung des Materials geschah nach Bouin und Nawaschin (modifiziert), ohne dass sich jedoch Unterschiede bemerkbar machten. Zum Schneiden stand nur ein einfaches Studentenmikrotom nach Jung zur Verfügung, das aber dennoch gute Dienste leistete. Zur Färbung der Präparate wurde Eisen-Hämatoxylin verwendet.

§ 8. Eugenia Jambos.

A. *Normales Verhalten.*

Der zweifächerige Fruchtknoten enthält viele anatrope Samenknospen mit einem Integument. Im Nucellus entsteht die Archesporzelle wahrscheinlich subepidermal, weil die Embryosackmutterzelle, die nach Abgabe einer Deckzelle aus der Archesporzelle entsteht, in der dritten Zellschicht liegt. Die Embryosackmutterzelle hebt sich von der Umgebung deutlich ab und zeigt alle Merkmale der hete-

rotypischen Teilung. Synapsis und Diakinese sind leicht zu finden. Die Mehrzahl der Embryosackmutterzellen scheint sich nicht weiter zu entwickeln. Der Inhalt der synaptischen Kerne wird körnig und zerfällt, während die Zellen lang und dünn werden und schliesslich ganz verschrumpfen. Ausnahmsweise begegnet man in einer solchen Zelle noch zwei Kernen.

Diese Degeneration der Samenanlagen ist für Eugenia normal, obschon sie bei den verschiedenen Arten ungleich stark ausgeprägt ist. Sie hat also nichts mit Bastardierungs-Sterilität usw. zu tun. In diesem Fall erfolgt die Degeneration auch meistens nach der Teilung und nicht vor derselben.

Bei E. Jambos bleiben meistens nur ± 5 funktionsfähige Samenlagen übrig, während die anderen, trotzdem sie lebend und turgescent aussehen, keinen Keimsack enthalten. Von den genannten 5 Samenanlagen wachsen nie mehr als 2 zu Samen aus. Die übrigen sind bisweilen zwar befruchtet und schwellen auch beträchtlich an, sterben aber nachträglich ab. Auch diese Reduktion hat nichts mit Bastardierungssterilität zu tun. Bei den anderen Eugenia-Arten sieht man auch immer 1—2 Samen pro Frucht. Nur E. javanica entwickelt bisweilen mehrere Samen pro Frucht; darunter sind aber nur 1—2 vollkommene. Viele Keimsäcke degenerieren auch noch nach dem 2-zelligen Stadium.

Über die Reduktionsteilung fehlen mir eingehendere Beobachtungen. Sie scheint besonders schnell statt zu finden, und so besitze ich auch bloss einige wenige Präparate mit 1-, 2- oder 4-kernigen Keimsäcken. Nach den deutlichen Synapsisbildern ist Reduktion wahrscheinlich, aber nicht absolut sicher. Die anfängliche Reduktionsteilung könnte nachträglich in eine Äquationsteilung übergehen, wie wir es z.B. von Calycanthus wissen 22).

Bisweilen liegen (siehe Abb. 5) neben oder über dem Keimsack einige stark gefärbte, dreieckige Gebilde. Zu dieser Zeit sind aber im Nucellus schon so viele Zellen

abgetötet, dass diese toten Zellen nicht sterile Schwesterzellen gewesen sein dürften. Schöne Bilder von Tetraden mit sterilen Schwesterzellen fehlen bis jetzt von E. Jambos (Vergleiche aber E. javanica und E. Cumini auf S. 154 und S. 155).

Wenn die Makrosporenmutterzelle zugleich als Makrospore fungiert, so ist Reduktion doch noch möglich (Lilium-Typus). Dass sie tatsächlich stattfindet, folgt aus der Möglichkeit der Befruchtung. Wegen der Seltenheit der jungen

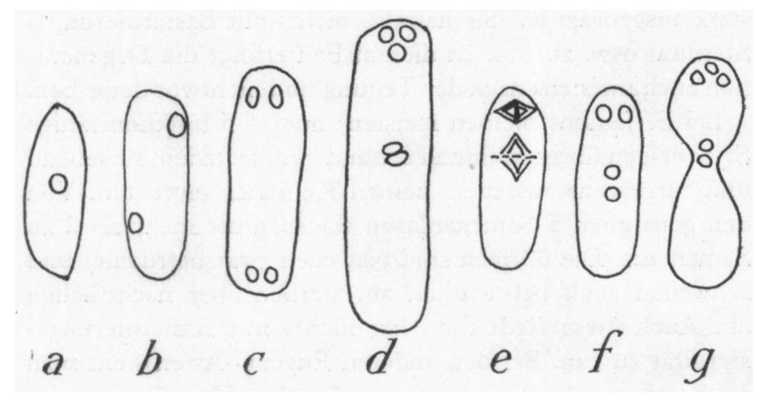


Abb. 3.
Embryosackbildung bei E. Jambos (a-d) und E. bancana (e-g).

Stadien bleibt auch das weitere Schicksal der antipodalen Zellen ungewiss. In reifen Embryosäcken ist davon bei keiner der untersuchten Eugenia-Arten etwas zu bemerken; ebensowenig von Degenerationsresten.

Abbildung 3 demonstriert einige der vorgefundenen Stadien. Die einzig mögliche Deutung dieser Konfiguration ist die, dass die zwei antipodalen Kerne des 4-kernigen Embryosackes zu Polkernen werden und dass die Eizelle und eine Synergide Schwesterzellen sind.

Genau dieselbe Entstehungsweise wurde von Treub für Garcinia Kydia beschrieben. Diese gehört ebenfalls zu einer Gattung mit Nucellarembryonie, zeigt aber selbst in Bezug

auf Embryobildung nichts besonderes. In den bereits genannten 5 Samenanlagen entstehen zum Schluss 5-kernige Embryosäcke mit gut ausgebildetem Eiapparat (Abb. 3 d).

Zur Feststellung des Befruchtungsvorganges wurde eine grosse Zahl von Fruchtknoten zu verschiedenen Momenten nach der Bestäubung fixiert, leider jedoch ohne bestimmte Resultate. In den Samenanlagen, die ihrer Entwicklung zufolge bereits befruchtet waren, liessen sich fast keine Pollenschläuche entdecken, sodass ich beinahe Tiwary's Ansicht, dass Apogamie vorkommt, auch für E. Jambos für gültig hielt. Bei genauerer Untersuchung ergab sich aber später, dass Apogamie auszuschliessen war. Dass im Nucellus und in der Mikropyle nichts zu sehen war, lässt sich zum Teil dadurch erklären, dass es mir nicht gelang, für die Schläuche spezielle Färbungsmethoden anzuwenden. Übrigens war auch dort, wo der Pollenschlauch von der Placenta bis zur Mündung der Mikropyle deutlich verfolgt werden konnte, in Mikropyle und Nucelluskappe weiter nichts zu sehen. Die Unsichtbarkeit wird noch dadurch befördert, dass die Zellen dieser Nucelluskappe schon während der Anthese zusammengedrückt werden und zerfallen. Indirekt können wir aus folgenden Gründen auf normale Befruchtung der Eizelle schliessen:

1. In den Fruchtknoten, die einige Tage vorher bestäubt wurden, fand ich regelmässig Eizellkerne mit zwei Nucleolen, während vor der Bestäubung (einen einzigen, zweifelhaften Fall eines kleinen Extranucleolus ausgenommen) immer nur ein Nucleolus zu finden war (siehe Abb. 4). Bei anderen Arten besassen die Eizellen vor der Befruchtung zwar oft zwei Nucleolen, bei E. Jambos aber ist das Bild vor und nach der Befruchtung so verschieden, dass diesbezüglich kein Zweifel möglich ist.
2. In den gleichen Samenknospen ist immer eine Synergide

tot, während die andere normal aussieht. In gleich alten, unbefruchteten Samenknospen sind beide Synergiden gewöhnlich noch intakt. Offenbar hat der unsichtbare Pollenschlauch, wie dies bei der Befruchtung üblich ist,

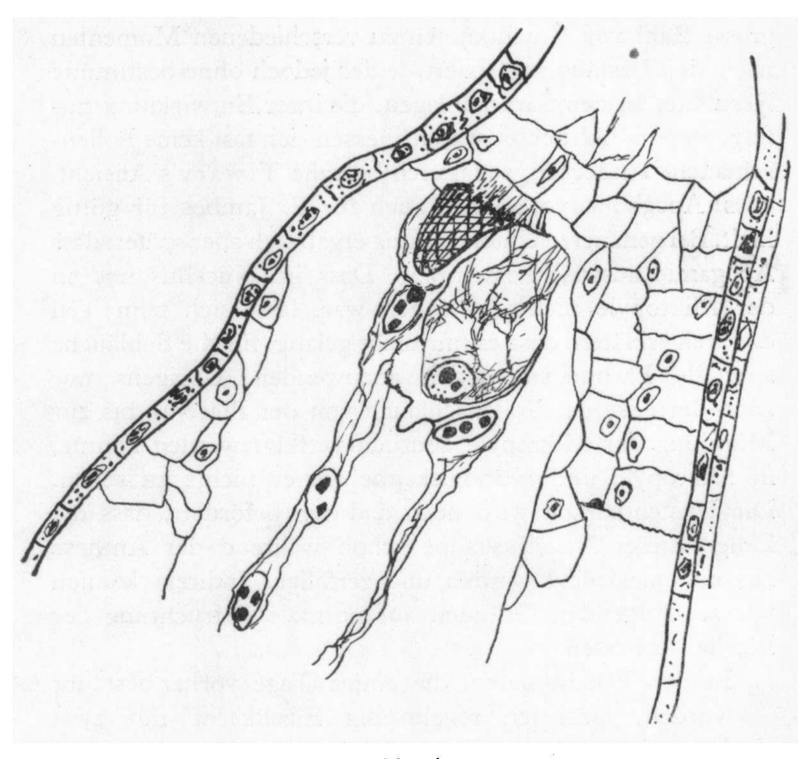


Abb. 4.
E. Jambos. Eiapparat $8^1/_2$ Tage nach Öffnung der Blüte (Ausnahmsweise ist hier viel Nucellusgewebe übrig geblieben). Die dunkle Zellenschicht ist das Integumentepithel. Vergr. 700 ×.

die eine Synergide durchbohrt und getötet. Die Form des Eiapparates ist zu dieser Zeit die gleiche wie bei E. javanica B., die normal befruchtet wird.

3. Der Keimsackkern bekommt aus der Verschmelzung

zweier Kerne zwei Nucleolen. Die Endospermkerne aber enthalten nach den ersten Teilungen drei Nucleolen, sind also durch Befruchtung entstanden (siehe Abb. 4). Der Pollenschlauch muss also jedenfalls in den Keimsack durchgedrungen sein. Die Teilung des Endospermkernes fängt $\pm$ 8 Tage nach der Bestäubung an (Vergleiche hierzu die Bemerkung auf S. 144 und 145).

Eine befruchtete Eizelle, die sich in zwei oder vier Zellen geteilt hat, wurde nie gefunden; sie scheint von dem befruchteten Embryosackkern überholt zu werden (Abb. 4). Dadurch wird die Teilung des Endosperms das beste Zeichen für eingetretene Befruchtung. Später findet man oft einen wenigzelligen Embryo, den wir als von der Eizelle herrührend identifizieren können.

Nach den ersten Teilungen erhalten die Endospermkerne viele Nucleolen und eine unregelmässige Form. Ausserdem verschmelzen die Kerne zu grossen Komplexen, zwischen denen Zellwände entstehen. Diese lösen sich aber bald wieder.

Die bisherigen Ausführungen machen das Vorkommen von Apogamie sehr unwahrscheinlich. Autonome Apogamie ist auf alle Fälle auszuschliessen, da für die Entwicklung von Samen und Früchten Bestäubung absolut notwendig ist. Von mehr als hundert in Tüten isolierten und vielen entgriffelten Blüten erhielt ich keine einzige Frucht. Die Blüten fielen $\pm$ 13 Tage nach der Anthese ab, während künstlich bestäubte Blüten einen ziemlich guten Fruchtansatz ergaben. Dass viele mit der Hand bestäubte Blüten unbefruchtet abfallen, lässt sich beim Studium der Narbenfläche gut verstehen. Der fadenförmige Griffel trägt auf der schmalen Spitze eine winzige papillöse Stelle, die als Narbe fungiert, sodass man sich wundern muss, dass in der freien Natur überhaupt Befruchtung stattfindet. Die Notwendigkeit der Befruchtung war mittels Isolierung von intakten Blüten bei E. Jambos leicht festzustellen, weil die Pflanze

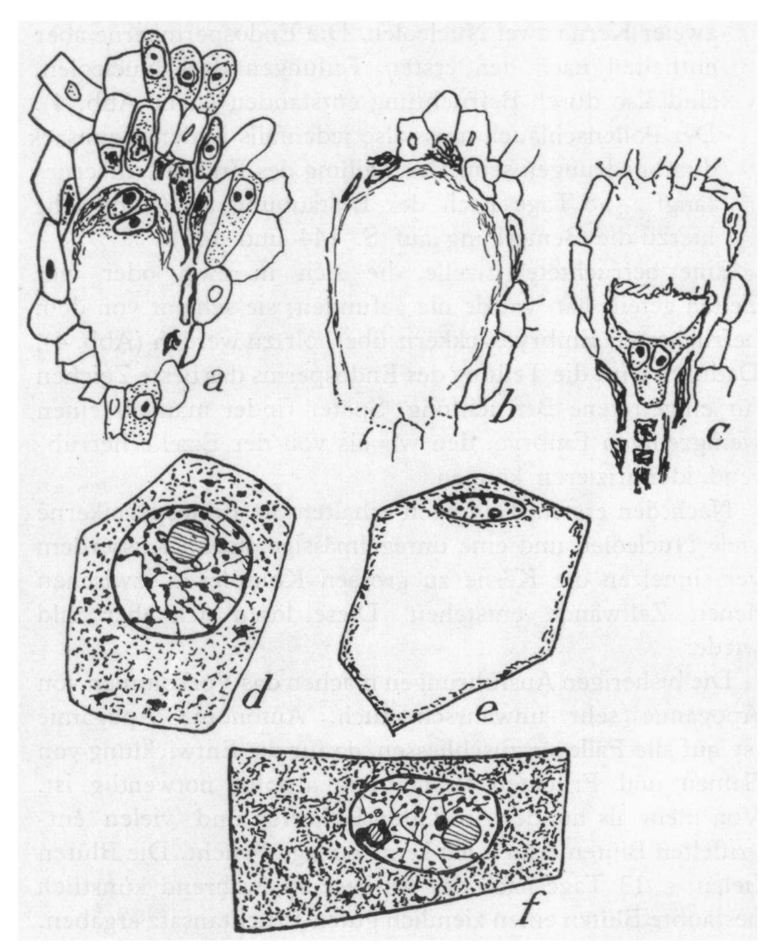


Abb. 5.
E. Jambos. Auftreten der plasmareichen Zellen. a-c schiefe Schnitte durch einen Embryosack. Zwischen b und c sind zwei leere Schnitte (wie b) anwesend (Vergr. 700 ×). d-f vertreten ein noch etwas jüngeres Stadium. d und f embryonale Zellen, e eine gewöhnliche Nucelluszelle.

selbststeril ist, eben so wie wahrscheinlich E. malaccensis und E. javanica. Isoliert wachsende Bäume von E. Jambos

und E. malaccensis tragen fast keine Früchte; nur der kleine Baum E. Jambos H. trägt stets reichlich Früchte und erweist sich auch bei Isolierung als selbstfertil.

B. *Die Entstehung der Adventivembryonen.*

Bevor wir nun weiter gehen, wollen wir zuerst das Stadium des 2-kernigen Keimsackes näher betrachten. In dem an den Keimsack grenzenden Nucellusgewebe sondern sich, sowohl in den unmittelbar anliegenden Schichten, als auch weiter davon entfernt, einzelne Zellen mit grossen Nucleolen und beträchtlichem Plasmareichtum ab; diese werden von Eisen-Hämatoxylin stark gefärbt und heben sich schon bei schwacher Vergrösserung deutlich ab (Abb. 5).

Das jüngste der beobachteten Stadien ist in Abb. 5d und f abgebildet. Die Nucleolen sind hier noch ziemlich wenig gefärbt; es scheint eine Art von Nucleolarsprossung häufig aufzutreten. Später werden die Nucleolen völlig schwarz. Die plasmareichen Zellen liegen vorwiegend in der Nucelluskappe, oberhalb des Embryosackes, und sind nur selten darunter zu finden. Hier gehen sie zugrunde, weil später fast der ganze Nucellus resorbiert wird. Die „plasmareichen" Zellen, wie wir sie nennen wollen, besitzen grosse Ähnlichkeit mit geschlechtlichen Zellen, z.B. Archesporzellen. Zur Zeit, da das einzellige Archespor sich differenziert, ist von den plasmareichen Zellen noch nichts zu sehen. Später liegen sie völlig isoliert von einander und scheinen in keiner Beziehung zu einander zu stehen. Nachher teilen sich die Zellen tangential und es entstehen Reihen von meist 2—4 Zellen, die unabhängig werden können, öfters aber auch lange Zeit miteinander verbunden bleiben (Abb. 6). Wir sehen hierin eine verblüffende Ähnlichkeit mit Sporentetraden; einmal wurde jedoch eine 5-zelligeReihe gefunden.

Da in Samenknospen mit obliterierten Keimsäcken das Nucellusgewebe nicht zerstört wird, ist hier die eben genannte Anordnung besonders gut zu sehen.

Zur Zeit der Reife des Embryosackes ist das Nucellusgewebe, mit Ausnahme der Kappe und des einseitigen, dünnen Wandbelags, gänzlich verschwunden (siehe Abb. 7 und 8). Auch die Zellen der Kappe degenerieren, u.zw. besonders stark beim Baume R.V. Sie lösen sich von einander, sodass freie und gruppenweise vereinigte, plasmareiche Zellen oft in unmittelbarer Berührung oben auf dem Keimsack liegen. Nochmals will ich darauf hinweisen, dass die

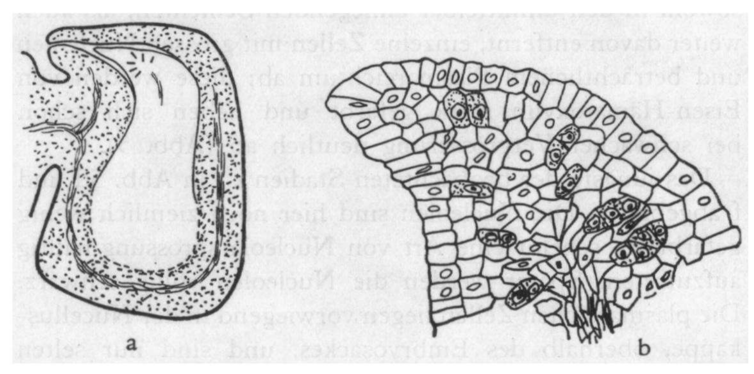


Abb. 6.
E. Jambos Doeve. Längsschnitt durch eine Samenknospe mit obliteriertem Embryosack, 7 Tage nach der Anthese.
In Fig. a (leicht schematisiert) sieht man, wie im Integument ein Gefässbündelnetz verläuft und wie der Nucellus leicht gekrümmt ist. Die Krümmung liegt jedoch ein wenig ausserhalb der Fläche der Zeichnung.

plasmarreichen Zellen kein embryonales Gewebe bilden, wie dies in den bisher bekannten Fällen von Nucellarembryonie (Citrus ausgenommen) der Fall ist. Jede Zelle ist unabhängig und strebt danach, ein Embryo zu werden (Abb. 8 und 9).

Die besprochenen Zellen oder Zellgruppen sind möglicherweise dieselben Gebilde, die Tiwary bei E. Jambolana (Cumini) für junge Keimsäcke hält. Da aber Tiwary bisher keine Abbildungen brachte, lässt sich dies nicht mit Sicher-

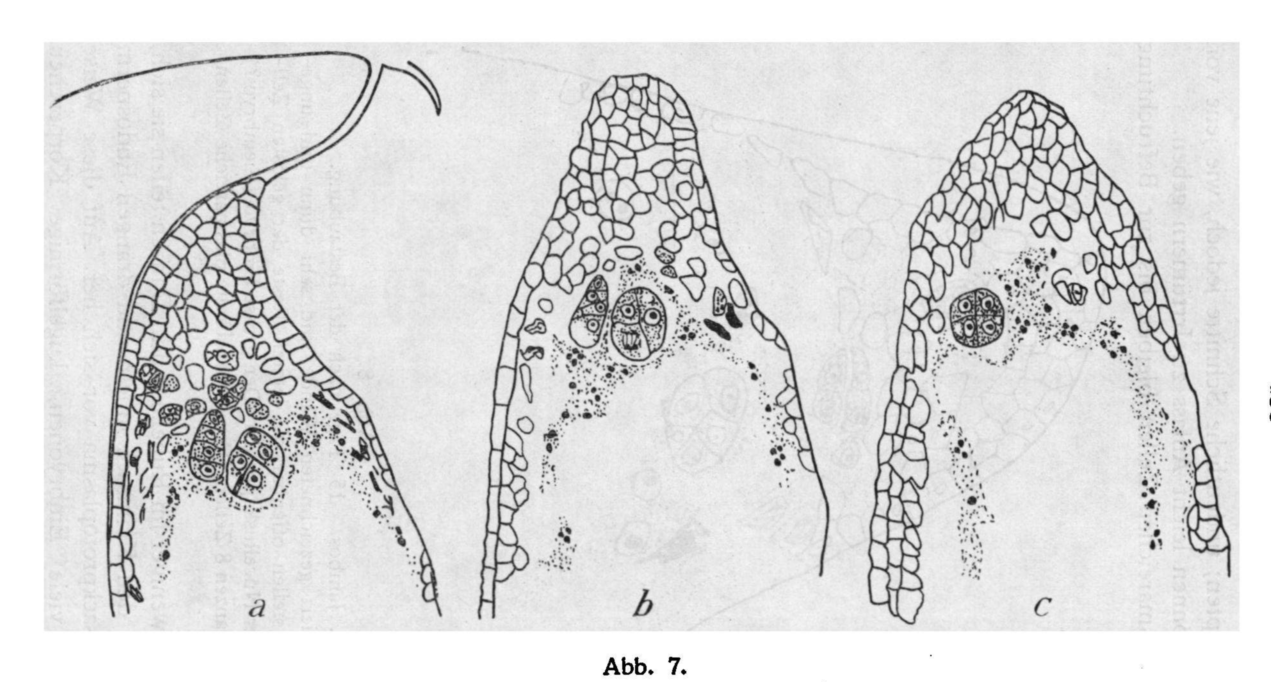


Abb. 7.

E. Jambos (veld.). Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch eine in Entwicklung begriffene Samenanlage. Die Wände der Endospermkerne sind nicht mehr sichtbar. Der Embryo in c hat 8 Kerne, von denen nur die 4 vorderen gezeichnet sind. Bei a sind Integument und Mikropyle angegeben.

heit behaupten; undeutliche Schnitte jedoch, wie jene von Abb. 6, können leicht Anlass zu Irrtümern geben.

Die plasmareichen Zellen bleiben bis zur Befruchtung

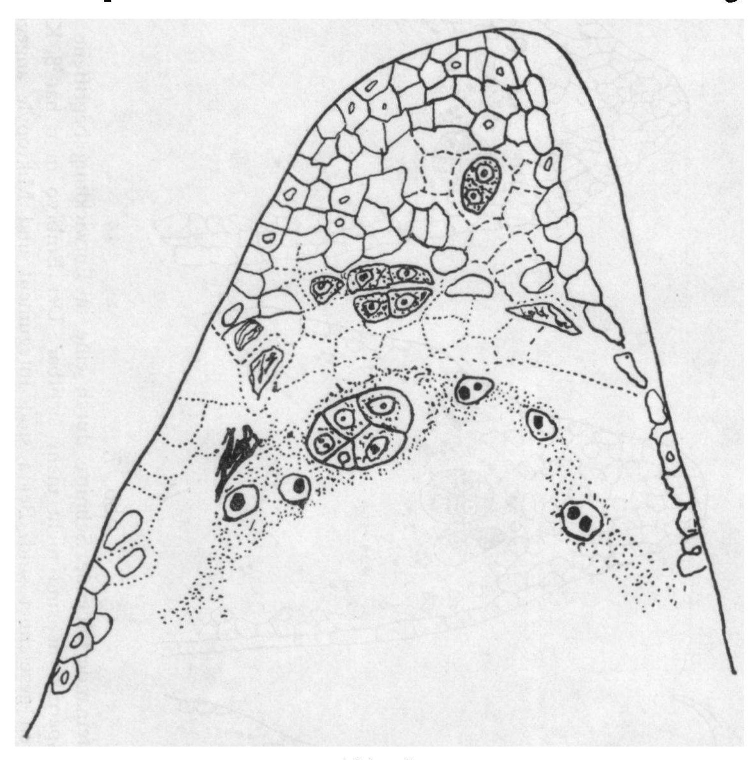


Abb. 8.
E. Jambos. 15 Tage nach der Bestäubung.
Die punktiert gezeichneten Wände sind sehr dünn und ungefärbt. Sie stellen offenbar die letzten Reste der gelösten Zellwände in der Nucelluskappe dar. Der grosse Embryo (Eiembryo ?) besitzt im ganzen 8 Zellen. Wenig entwickelte plasmareiche Zellen.

mehr oder weniger im Ruhezustand. Danach teilen sie sich, wachsen in den Keimsack hinein und drängen Endosperm und Keimsackprotoplasma vor sich her. Auf diese Weise entstehen viele Embryonen, kugelförmige Körperchen

ohne Suspensor. Manche liegen frei, andere stecken zur Hälfte im Nucellusgewebe oder liegen mit der flachen Seite daran fest (siehe Abb. 7, 8, 9 und 10).

Alle Embryonen liegen an der mikropylaren Seite des Keimsackes. Die meisten zeigen deutlich ihre Herkunft aus der Nucelluskappe, auch dort, wo sie bereits ziemlich gross sind. Diese Beobachtung steht zu Tiwary's Angaben über E. Jambolana und seiner Abbildung (Tafel IX) im Gegensatz, da hier auch im mittleren Teil Embryonen entstehen, offenbar weil das Nucellusgewebe noch in einer mächtigen Schicht vorhanden ist. Dieser Gegensatz wird jedoch dadurch verringert, dass bei E. Jambos, in einer alten Samenknospe, lange Zeit nach der Befruchtung, aus dem basalen Nucellusrest noch (kurzlebende?) kleine Embryonen entstanden. Die in jüngeren Samenanlagen bisweilen in der chalazalen Region angetroffenen, ziemlich grossen Embryonen sind ohne Zweifel Embryonen aus der Nucelluskappe, die sich von ihrer ursprünglichen Ansatzstelle gelöst haben und

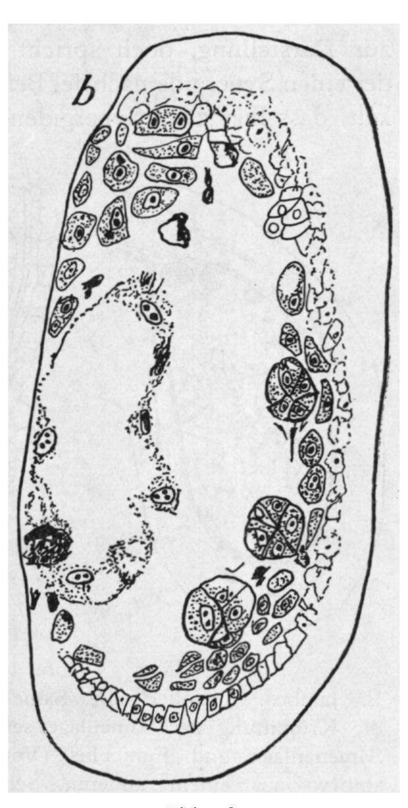


Abb. 9.
Schiefer Schnitt durch die Spitze des Keimsackes von E. Jambos Veld kurze Zeit nach der Befruchtung. Embryonale Zellen punktiert.

sich an einer anderen Stelle im Endosperm ablagerten.
Über die Möglichkeit des Auftretens von Synergidenembryonen, wie sie Tiwary erwähnt, will ich vorläufig noch kein Urteil aussprechen. Abbildung 7 bringt sie vielleicht zur Darstellung, doch spricht die sofortige Degeneration der einen Synergide nach der Befruchtung gegen die Möglichkeit, dass hier zwei Synergidenembryonen anwesend seien.

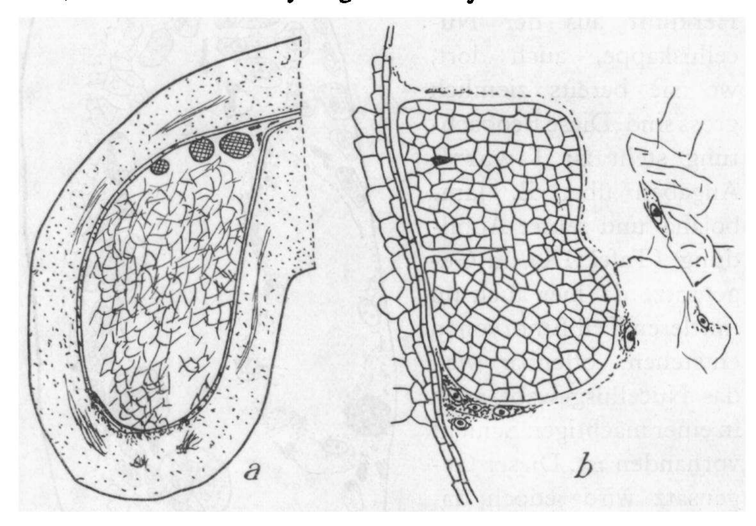


Abb. 10.
E. Jambos. Ziemlich alte Samenanlage. Fig. a demonstriert die Krümmung der Samenlage senkrecht auf die Ebene durch Samenanlage und Funiculus (Vergr. 65 ×). Fig. b Doppelembryo aus einem anderen Schnitt (Vergr. 400 ×). Das Endosperm ist schon zum grössten Teil gekammert, jedoch noch nicht in Auflösung begriffen.

Wenn aber einer von den dreien bestimmt adventiven Ursprungs ist, so scheint es mir viel wahrscheinlicher, dass zwei, oder sogar alle drei Embryonen aus der Nucelluskappe entstanden seien. In allen weiteren Präparaten konnte ich nichts wahrnehmen, das für die Existenz von Synergidenembryonie sprechen würde.

In einem der Keimsäcke konnte ich bis zu 20 Embryonen zählen, darunter auch solche, die aus je zweien verwachsen waren (Abb. 10b).

Wie bereits erwähnt wurde (S. 123), kann man ihre Entstehung auf zweierlei Weise deuten, nämlich durch

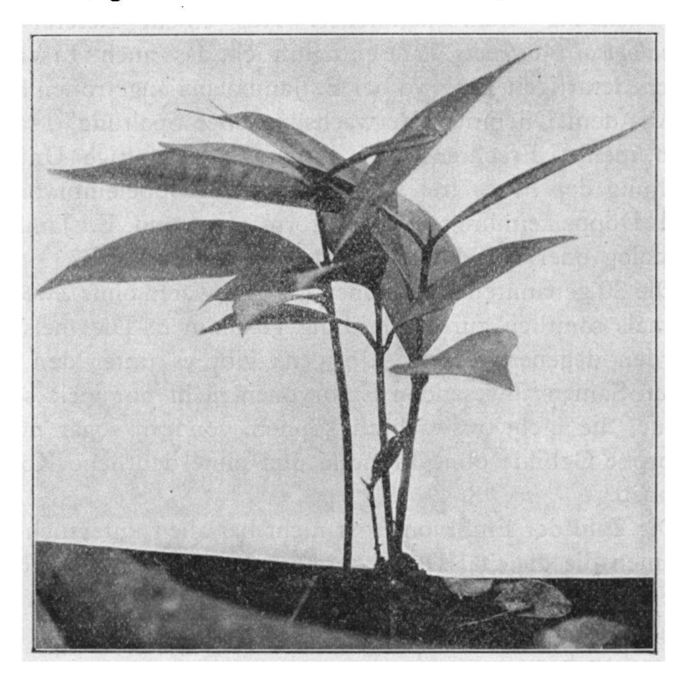


Abb. 11.
4 Keimpflanzen aus einem Samen bei Kreuzung von Jambos R. V. × javanica B.

Verwachsung oder Spaltung. Auf den ersten Blick scheint Spaltung am wahrscheinlichsten zu sein, weil die plasmareichen Zellen, bevor sie zu Embryonen werden, die Potenz zur Spaltung haben. Diese Potenz könnte bei unvollständigem Verlauf zu halb gespaltenen Embryonen führen (Kappert erwähnt solche 14) bei Linum). Auch bei

E. malaccensis sah ich derartige abweichende Embryonen und zwar einen mit drei Kotyledonen und einer Plumula, ferner einen Embryo mit einem einzigen, ringsum die Plumula gefaltenen Keimblatt. Dies kann aber nur durch Verwachsung von zwei Kotyledonen entstanden sein und macht also auch bei den anderen abweichenden Embryonen Verwachsung wahrscheinlicher. Aus einem Referat in „*Biological Abstracts*" 27) entnahm ich, dass auch Tiwary einen derartigen Embryo bei E. Jambolana angetroffen hat.

Aus dem Dilemma „Verwachsung oder Spaltung" kann man meines Erachtens nur durch die sorgfältige Untersuchung der Frage frei werden, ob die Doppelembryonen und Doppelkeimlinge von E. formosana und E. Jambos homolog oder verschiedenartig sind (siehe S. 156).

Die 20 genannten Embryonen (S. 137) wären ohne Zweifel niemals sämtlich zur Ausbildung gekommen. Die meisten würden degeneriert sein. Übrigens gibt es unter den im reifen Samen anwesenden Embryonen nicht nur viele sehr kleine, die nicht auswachsen können, sondern sogar noch amorphe Gebilde ohne Plumula und ohne deutliche Kotyledonen.

Die Zahl der Embryonen ist nicht bei allen untersuchten Bäumen die gleiche. Da letztere sehr unregelmässig blühen und schlechten Fruchtansatz zeigen, lassen sich keine Vergleichszahlen anführen, alle Bäume aber, sogar ein aus Australien herstammendes Exemplar in Buitenzorg, zeigten Nucellarembryonie. Die unter dem Namen E. Jambos fl. niveis J. J. S. in Buitenzorg gezüchtete, wildwachsende Form hat keine Nucellarembryonie, doch ist sie ohne Zweifel als zu einer anderen, obschon ähnlichen, Art gehörig zu betrachten.

C. *Untersuchungen über die Bedeutung des Eiembryo's mittels Kreuzung.*

Bei den meisten bekannten polyembryonalen Pflanzen

degeneriert der Eiembryo. Spathiphyllum 21), bei welcher Pflanze die Nucellarembryonen verdrängt werden, bildet eine Ausnahme. Bei Citrus scheinen verschiedene Möglichkeiten zu existieren, sodass der Eiembryo häufig erhalten bleibt. Die Degeneration hat für die Citrus-Kultur grosse Bedeutung, weil dadurch die Zeugung neuer hybrider Varietäten sehr beeinträchtigt wird. In dem bereits genannten Buche von Ochse wird das Verhältnis von Citrus auf Eugenia übertragen. Bei der Besprechung der vielen Embryonen im Jambossamen heisst es: „einer der Embryonen ist generativ, die anderen sind vegetativ". Dass diese Auffassung nicht berechtigt ist, lässt sich leicht demonstrieren.

E. Jambos zeigt unter den jungen Keimen öfters ein Exemplar, das durch dickere (gequollene?) Zellwände und geringeren Plasmareichtum besonders der, der Mikropyle zugewandten Zellen abweicht. Da dieses auch tiefer ins Endospermplasma einsinkt als die anderen Embryonen, möchte ich es für den Eiembryo halten (siehe Abb. 7 und 8). Die genannten Merkmale sind vielleicht nicht spezifisch für den Eiembryo, sondern nur als Degenerationszeichen aufzufassen.

In den Präparaten von jenem Baume, den ich als Jambos Veld bezeichnete, fand ich auch Keimsäcke mit bloss einem Embryo; dieser darf aller Wahrscheinlichkeit nach von der befruchteten Eizelle abgeleitet werden (Abb. 8). Da er der oben gegebenen Beschreibung völlig entspricht, dürfte die Identifizierung der abweichenden Embryonen als Eiembryonen wohl richtig sein. An dem genannten Baum entstehen viele monoembryonale Samen; doch scheint es mir nicht gerechtfertigt zu sein, diese ohne weiteres von Keimsäcken ohne Adventivembryonen abzuleiten. Es wäre auch möglich, dass Embryonen zugrunde gehen und dass monoembryonale Samen aus ursprünglich polyembryonalen Anlagen entstehen. Es gibt nämlich zwischen monoembryonalen und polyembryonalen Samen allerhand Übergänge, wie z.B.

in der Abb. 12 zu sehen ist, welche sich auf E. malaccensis bezieht.

Der abweichende Eiembryo scheint, wenn er zusammen mit Nucellarembryonen vorkommt, nicht mehr als 16 Zellen zu erzeugen und gewöhnlich zu degenerieren. Generative Embryonen sind also in den Samen nicht oder fast nicht vorhanden.

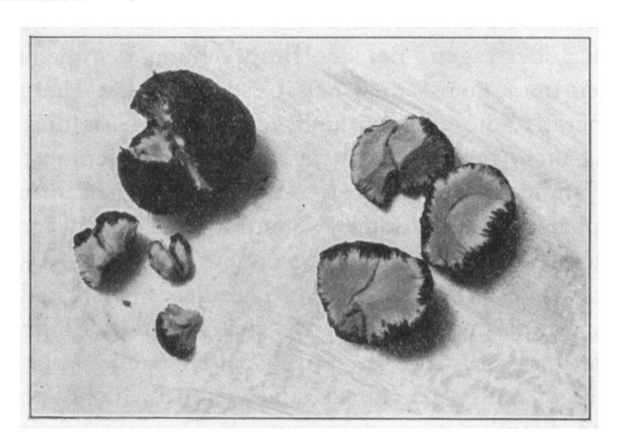


Abb. 12.
Zwei Samen von E. malaccensis in Einzelembryonen zerlegt.

Aus verschiedenen Gründen wäre es nützlich, wenn man die generativen und vegetativen Embryonen durch direkte Beobachtung bei der Keimung unterscheiden könnte. Oft begegnet man der Meinung, der grösste Embryo sei der generative. So einfach ist die Sache aber nicht. Zur Feststellung dessen, was mit dem Eiembryo geschieht, gibt es eine bessere Methode und zwar die Kreuzung der polyembryonalen Art mit einer anderen, morphologisch abweichenden, verwandten Art. Der generative Embryo, der aus einer Befruchtung entstand, hat dann Bastard-Charakter, während die übrigen die mütterlichen Merkmale zeigen. Je mehr sich die verwandten Arten unterscheiden, umso

grösser ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Eiembryo sich von den anderen abhebt. Bei dieser Methode ist es aber notwendig, dass der Bastard-Embryo dieselbe Vitalität besitzt, wie der artreine Embryo. Wenn wir E. Jambos und E. malaccensis miteinander kreuzen, so wird eine eventuelle Bastardpflanze wahrscheinlich viel breitere Blätter besitzen als E. Jambos. Die eine abweichende Keimpflanze aus den Samen von Jambos × malaccensis muss dann mit der abweichenden Keimpflanze von malaccensis × Jambos verglichen werden. Weil reziproke Artbastarde in F_1 fast immer gleich sind, so wäre zu erwarten, dass auch hier die beiden Pflanzen gleich sind.

Bevor wir zur Besprechung meiner Kreuzungsresultate übergehen, möchte ich noch eine Bemerkung über die Bedeutung der monoembryonalen Samen bei der Kreuzung machen. Wenn aus dem Samen nur eine Keimpflanze hervorgeht, so liegt der Gedanke nahe, dass diese die Bastardpflanze ist und dass es dadurch möglich wäre, an den anderen Samen auch die Bastardkeime zu entdecken. Die spätere Untersuchung der Keimpflanzen wird uns lehren, ob diese Voraussetzung richtig ist. Vorläufig wollen wir aber noch vorsichtig sein, da der einzige Keim des Samens auch vom Nucellus herstammen kann.

Es gelang mir, einige Arten in verschiedenen Richtungen zu kreuzen. Dabei zeigte es sich, dass die Bastardierung gar nicht leicht gelingt. Die folgenden Kreuzungen wurden vorgenommen:

a. javanica B × Jambos lieferte von 20 Blüten keinen einzigen Samen (1931);

b. javanica C × Jambos von 10 Blüten ebenfalls keinen Samen;

c. javanica B × Jambos K in 1932 von 11 Blüten keinen Samen;

d. Jambos Veld × javanica C von 10 Blüten in 1931 2 Früchte mit je einem Samen. Bei der Keimung lieferte

ein Samen zwei Keimpflanzen, die als No. 5 und 6, der andere drei Keimpflanzen, die als No. 7, 8 und 9 bezeichnet wurden (No. 9 hatte eine Keimwurzel und 4 Kotyledonen, No. 7 wurde durch Tierfrass getötet).

e. Jambos Veld × malaccensis; 30 Blüten wurden bestäubt in 1931. Nach 7, resp. 22 Tagen wurden davon 4, resp. 1 gepflückt und fixiert. Die übrigen ergaben 6 Früchte. Leider gelang es bloss, eine einzige Frucht zu ernten, da die anderen abgepflückt worden waren. Von den 5 fixierten Fruchtknoten erwies sich keiner als befruchtet, doch war die Fixierung 7 Tage nach der Bestäubung — wie sich später herausstellte — zu früh geschehen.

Unter den erhaltenen zwei Samen war einer monoembryonal und erzeugte die Pflanze No. 10, während der andere die Keimpflanzen No. 11 und 12 lieferte. Alle drei zeigen bis jetzt reinen Jamboscharakter, ebenso wie No. 8 und 9. Mit unserem Urteil über letztere wollen wir aber noch zurückhalten, da die Mutterpflanzen in diesem Falle nur geringfügige Unterschiede in den Blättern zeigten.

f. Jambos R. V. × javanica B. ± 20 Blüten wurden bestäubt im Januar 1930. Resultat: 2 Früchte.

Ein Samen lieferte 4 Keimpflanzen, u.zw. 3 grosse und eine kleine. Alle waren wieder identisch und hatten den Jambos-Typus. Mit Hinblick auf die spätere Untersuchung wurden sie als No. 1—4 bezeichnet und wie die anderen im Garten des Chr. Lyceums zu Bandung ausgepflanzt. Abb 12 bringt ein Bild der noch verbundenen Keimlinge.

g. javanica B × Cumini Coen. In 1932 wurden 15 Blüten bestäubt, aber keine Samen erhalten.

h. malaccensis × Jambos Veld. In 1931 wurden von 14 Blüten keine, in 1932 von 22 Blüten 4 Früchte erhalten. Infolge lange anhaltender Trockenheit keimten die 4 Samen schlecht und die einzige zuletzt erhaltene Pflanze (mit malaccensis-Blättern) starb infolge Tierfrass.

Die Anzahl der ausgeführten Kreuzungen ist relativ klein. Da sogar eine Bestäubung mit artgleichem Pollen nicht immer günstige Resultate ergibt, müssten zum Vergleich viele Bestäubungen vorgenommen werden. Die ungleichen Blütezeiten, die Schwierigkeiten bei der Kastration, Isolierung und Bestäubung unter der glühenden Sonne, in den von Ameisen und Stegomyas wimmelnden Bäumen, machten aber eine grössere Versuchsreihe unmöglich. Vorläufig genügen die Resultate aber zur Schlussfolgerung, dass bei E. Jambos der Eiembryo in vielen Fällen degeneriert. Natürlich muss zur exakten Entscheidung noch eine Untersuchung der blühenden und fruchttragenden Pflanzen durchgeführt werden. Wegen des sehr langsamen Wachstums der jungen Eugenia-Pflanzen kann diese aber erst in einigen Jahren stattfinden.

In der nun folgenden Reihe wollen wir alle nummerierten Pflanzen noch einmal übersehen:

No. 1, 2, 3 und 4 Jambos R.V. × javanica B.
No. 5 und 6 Jambos Veld × javanica C.
No. 8 und 9 Jambos Veld × javanica C.
No. 10 Jambos Veld × malaccensis.
No. 11 und 12 Jambos Veld × malaccensis.
No. 13 Abgestorben.
No. 14 Malaccensis × Jambos.
No. 15 Jambos H }
No. 16 Jambos H }
No. 17 Jambos H }
No. 18 Jambos H monoembryonal.
No. 19 Jambos H monoembryonal.

Zwischen Klammern oder auf einer Zeile stehen jene Pflanzen, die aus einem Samen hervorgegangen sind.

Die Voraussetzung, dass ein entstandener Bastardembryo die gleiche Vitalität besitzen soll wie der normale Jambos-Eiembryo, braucht nicht zuzutreffen. Die oben gezogenen

Schlussfolgerungen haben deswegen nur relativen Wert. Wenn wir die auf Seite 145 erwähnte Wahrnehmung über Befruchtung eines Keimsackes ohne Eizelle in Betracht ziehen, so erscheint es sogar möglich, dass bei den „Bastardierungen" niemals ein Eiembryo entstand.

Ein weit sicherer, aber längerer Weg zur Prüfung der Bedeutung des Eiembryos liegt in der Untersuchung der Sterilitätsverhältnisse bei Kreuzung der Nachkommen. Man darf voraussetzen, dass die Selbststerilität ihren Sitz im Genom hat, sodass die Adventivkeime immer noch mit der Mutterpflanze steril bleiben und nur der Eiembryo abweicht. Schon jetzt kann man aus diesem Grunde behaupten, dass der Eiembryo bisweilen auch bestehen bleibt, denn sonst wären alle Individuen untereinander steril gewesen (siehe S. 12).

Die Pflanzen No. 1—4 werden vielleicht mit 5—12 fertil sein. Wenn 1—4 Adventivkeime sind, müssen sie untereinander steril sein, ebenso wie 5 und 6. Wegen des langsamen Wachstums der Keimpflanzen sind die Resultate leider erst nach einigen Jahren zu erwarten, doch glaube ich schon jetzt etwas über das Resultat der Sterilitätsuntersuchungen vorhersagen zu dürfen; und zwar darum, weil ich in einem Garten einen Jambos-Baum fand, der vom Boden aus aus zwei Stämmen bestand und der, wie der Besitzer desselben sich erinnerte, aus einem Samen, also mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit aus zwei Zwillingsembryonen entstand. Diese Stämme waren gegenseitig steril, was sich auch deutlich an dem schlechten Samenansatz beider erkennen liess.

D. *Autonome oder stimulative Entwicklung.*

In den Lehrbüchern ist es üblich, die Fälle von Nucellarembryonie in zwei Gruppen einzuteilen, nämlich die, bei welcher die Entwicklung der Adventivembryonen nur nach vorhergegangener Befruchtung der Eizelle stattfindet, wie

bei Funkia, Citrus, Opuntia und Euphorbia, und jene, wo sie auch ohne Befruchtung erfolgt, wie bei Caelebogyne und Xanthophyllum. Ernst bemerkt dazu, dass die Grenzen nicht scharf sind, hält aber dennoch diese Unterscheidung für wichtig. Nun sahen wir schon früher, dass unbefruchtete Blüten nach etwa 13 Tagen ohne Samen zu bilden abfallen, so dass wir behaupten könnten, es gäbe bei Eugenia stimulative Nucellarembryonie. So einfach liegt die Sache aber nicht. Die Vorstellung, dass die Entwicklung der Eizelle die wuchernden Zellen zur Teilung reizt, ist sicherlich unrichtig, da die Adventivembryonen schon lange vorher praeformiert sind. So bleibt noch die Möglichkeit übrig, dass die weitere Entwicklung der plasmareichen Zellen nur durch den Bestäubungs — oder Befruchtungsreiz möglich ist.

In alten, lange unbefruchtet gebliebenen Keimsäcken sind die plasmareichen Zellen schon weiter geteilt, sodass sie sich im Keimsack vorwölben. Ich fand in alten, geschrumpften, unbefruchteten Samenanlagen mehrmals schöne, kugelförmige Embryonen in der Nucelluskappe. Diese Embryonen, welche sich ganz autonom entwickelten, werden 16- oder mehrzellig, sterben aber zum Schluss durch Nahrungsmangel.

Die Unterscheidung „autonom" oder „stimulativ" ist also bei Eugenia für die Embryonen bloss sekundär und hängt davon ab, ob sie im Stande sind, den Nahrungsstrom auf sich zu lenken oder nicht. Ersteres erscheint nur mittels des Endosperms möglich, welches für die Samenbildung unentbehrlich ist. (Die Nucellarembryonen bei Evonymus europaeus 2) wölben sich in der Höhlung des degenerierten Embryosackes vor, wo also kein Endosperm vorhanden ist. Dessen Funktion wird aber von einem Syncytium aus Nucelluszellen übernommen). In einem der Präparate von E. Jambos fand ich einen befruchteten Endospermkern, während der Eiapparat degeneriert war. Wahrscheinlich kann ein solcher Samen sich entwickeln und so deutlich die Bedeutungslosigkeit der Eizelle illustrieren.

Ernst bespricht die eben genannte, verborgene Autonomie schon für Nothoscordon. Nach Abschluss meiner Untersuchungen über die Embryogenie bekam ich noch eine Arbeit Modilewsky's zu Gesicht, in welcher dieselbe Auffassung ausgesprochen wird 16).

Da zur Entwicklung Bestäubung notwendig ist, meinte Modilewsky früher, es gäbe bei Allium odorum stimulative Nucellar- und Synergidenembryonie. Später zeigte es sich, dass sich in kastrierten Blüten Eizelle, Antipoden und Adventiv-embryonen entwickelten und erst dann absterben, wenn nach 2—3 Wochen die Samenanlage gänzlich vertrocknet ist. Modilewsky schreibt die schliessliche Degeneration dem Fehlen des Endosperms zu.

Die Frage lautet nun: sind auch Nucellarembryonen bei Abwesenheit eines Endosperms möglich?

Caelebogyne bekommt ohne Befruchtung neben Embryonen auch ein Endosperm. Woher dieses letztere stammt, ist noch nicht deutlich. Die Zygopetalum-Embryonen benötigen kein Endosperm. Das ist aber gar nicht merkwürdig und hat keine prinzipielle Bedeutung. Die Embryonen dieser Orchidee bleiben nämlich äusserst klein und in der ganzen Familie ist das Endosperm reduziert.

Die Nucellarembryonen von Calycanthus occidentalis sterben ab, wenn sie vor der Bildung des Endosperms entstehen, entwickeln sich aber, wenn sie später angelegt werden.

§ 9. Eugenia malaccensis.

E. malaccensis Lam. (Jambosa domestica Miq.) gelangt merkwürdigerweise auf ganz andere Weise zur Polyembryonie als E. Jambos, trotzdem die Samen einander ungefähr gleich sehen. Die Samen sind hier bis zu 5 cm gross und enthalten 1—6 Embryonen in sehr verschiedener Ausbildung. Abb. 12 zeigt zwei zerlegte Samen, von welchen der eine drei gleich grosse Embryonen enthält und der andere

einen grossen und drei kleine. Die Samenwand besitzt zahlreiche papillöse Ausstülpungen, welche in die Embryonen eindringen und die Wand unzertrennlich mit ihnen verbinden. Die Samenschale von E. Jambos dagegen kann leicht abgehoben werden. Bei jüngeren Samen sieht man, wie die Ausstülpungen von Faltungen des nach der Befruchtung mächtig verdickten Integuments herrühren.

Unter 25 Samen fand ich 10 mit einem Embryo, 2 mit drei gleich grossen, 4 mit zwei gleich grossen, 6 mit drei ungleich grossen und 1 mit zwei ungleich grossen Embryonen, im Durchschnitt nicht viel weniger als bei E. Jambos Veld. Die Zahl der Keimpflanzen übersteigt nur ausnahmsweise zwei. Unter den Embryonen befand sich einer mit drei Kotyledonen und ein grosser, welcher allein im Samen anwesend war, mit bloss einem Kotyl.

Der Keimsack ist bei E. malaccensis viel länger und schmäler als bei E. Jambos, während mehrere gute Keimsäcke anwesend sind. Von den vielen befruchteten Samenanlagen gelangt aber nur eine zur Ausbildung, während die anderen nach einer mehr oder weniger starken Entwicklung abortieren. Der Fruchtansatz isolierter Bäume ist sehr schlecht, während dagegen gemeinsam wachsende Bäume im Mai reichlich Früchte tragen. Dieses Verhältnis macht Selbststerilität sehr wahrscheinlich. Von sich selbst überlassenen, isolierten Blüten erhielt ich in 1930 gar keine und in 1931 nur einen Samen[1]). Viele dieser Blüten lieferten kleinere, dunkelrote Früchte ohne Samen. In anderen dieser (parthenokarpen?) Früchte fand ich ein einziges Mal auch einen abortierten Samen (Siehe auch später S. 153).

In Präparaten von reifen Samenanlagen ist am oberen

[1]) Diese Frucht verdankt aber ihre Entstehung wahrscheinlich einem Isolationsfehler: ich fand nämlich bei der Kontrolle den Griffel einer Blüte durch die Umhüllung gewachsen. Die Isolierung geschah, wenn möglich, mit Gasesäckchen, da Papier- oder Zelloidin-isolierung sich in dem feuchten Klima Bandungs als unmöglich erwies.

Ende des Keimsackes vom Nucellus nichts mehr zu sehen, sodass der Keimsack von der innersten Schicht des Integuments, dem sogenannten Integumentepithel, umgeben ist und der Eiapparat unmittelbar an die Mikropyle grenzt.

Das Integumentepithel zeigt anfänglich eine Schicht sehr regelmässiger Zellen. Die Zellen in der Gegend der Mikropyle teilen sich später tangential, sodass der Keimsack zum Schluss an seinem oberen Ende von einem mächtigen, plasmareichen Gewebelager umgeben wird, manchmal beinahe ringsum, meistens aber bloss an einer Seite (Siehe Abb. 13 und 15).

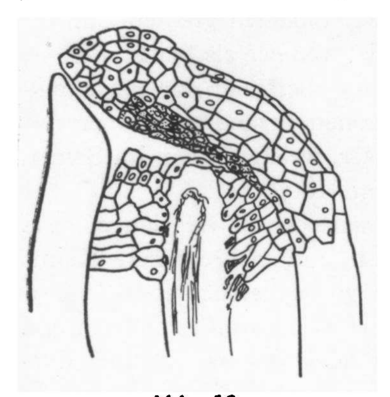


Abb. 13.
E. malaccensis. Junge Samenknospe mit Anlage des Embryonalpolsters im Integument. Der Keimsack war in dieser Samenknospe degeneriert. Vergr. 250 ×.

Dieses Gewebe ist völlig embryonal, sehr plasmareich, und liefert mehrere Embryonen, welche, in Übereinstimmung mit ihrer Herkunft, mit dem Integument verbunden bleiben, also ganz abweichend von E. Jambos.

Das Integument schwillt nach der Befruchtung beträchtlich an und bildet eine richtige Plazenta. Die Nährfunktion wird durch das Gefässbündelnetz, das das Integument durchzieht, sehr erleichtert. Diese anatomische Besonderheit kommt auch bei den anderen Eugenia-Arten vor. Obschon immer noch selten, ist sie schon bei mehreren Familien der Dialypetaleae, z.B. bei den verwandten Rhizophoraceae angetroffen worden.

In schiefen Schnitten erscheint die Anordnung der embryonalen Zellen sehr unregelmässig (Abb. 15).

Schon in ganz jungen Samenknospen ist die Wucherung durch tangentiale Teilungen und stärkere Plasmafüllung

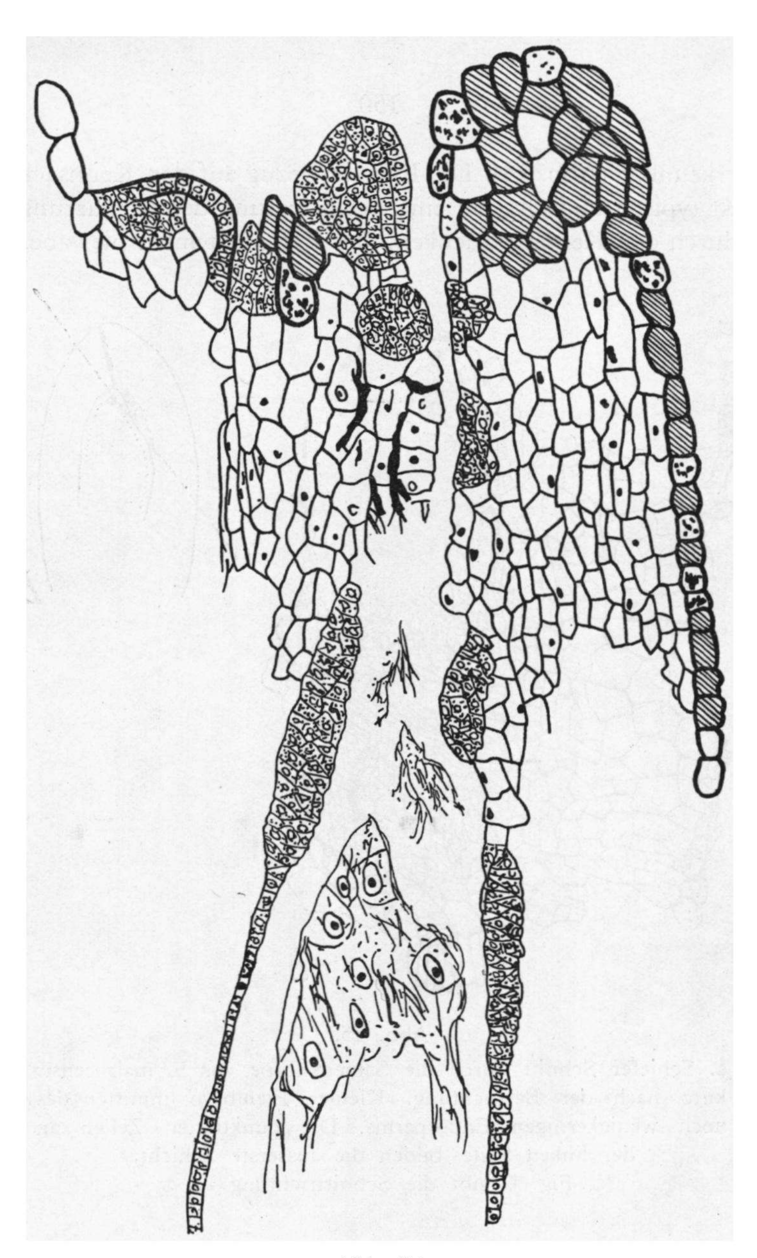


Abb. 14.

E. malaccensis. Längsschnitt durch die mikropylare Gegend einer befruchteten Samenknospe. Der Embryonalpolster ist an dieser Stelle in verschiedene Herde aufgelöst. In den tieferen Schnitten liegen an der Spitze des Endosperms auch schöne Embryonen. Die schraffierten Zellen sind abgestorben. Endosperm bereits gekammert.

erkennbar (Abb. 13). Die Lage in Bezug auf den Keimsack ist typisch und lässt an eine Beeinflussung der Wucherung durch den Keimsack denken. Der Eiapparat muss hier aber

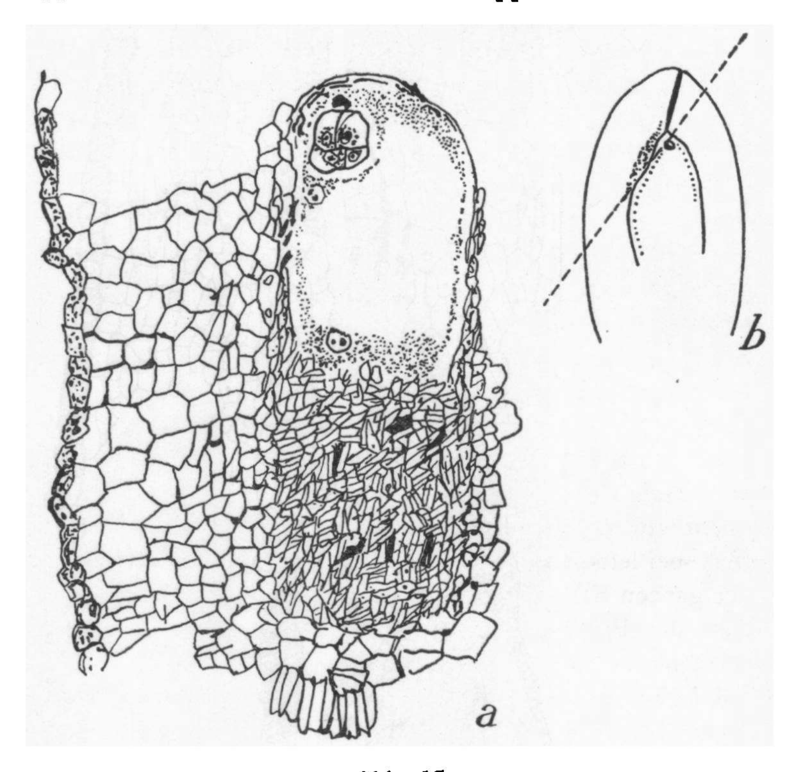


Abb. 15.
a. Schiefer Schnitt durch die Samenknospe von E. malaccensis kurz nach der Befruchtung. Kleiner Eiembryo inmitten des noch wenigkernigen Endosperms. Die punktierten Zellen an der linken Seite bilden die äusserste Schicht.
Fig. b gibt die Schnittrichtung an.

ausgeschaltet bleiben, da ein solcher in der Samenanlage von Abb. 13 nicht anwesend ist, offenbar, weil der Keimsack in einem früheren Stadium degenerierte.

In Abb. 14 sieht man auch an der Aussenseite des Integuments, neben der Mikropyle (S. 524) und weit vom Eiapparat entfernt, Embryonen (Etwas derartiges wird von Schnarf 19) nach Leavitt bei Spiranthes erwähnt).

Das Integumentepithel ist auch bei E. Jambos erkennbar (Abb. 5*a*). Obgleich es hier in den Samenknospen nach der Befruchtung mehrzellig werden kann, bildet es keine Wucherungen.

Die Integumentembryonie von E. malaccensis ist der dritte, bisher bekannte Fall dieser Art. Zuerst wurde sie von Hegelmayer bei Allium odorum und darnach von Suessenguth bei Zygopetalum Mackayi festgestellt. Merkwürdigerweise bieten beide Arten zahlreiche embryologische Abweichungen dar, wie z.B. Synergiden-, Antipoden-, Nucellus- und Integumentembryonen. Daneben erscheint E. malaccensis recht einfach. Während nach Suessenguth die Befruchtung bei Zygopetalum zur Samenbildung nicht notwendig ist, ist sie bei Allium odorum und E. malaccensis unentbehrlich. Beim Ausbleiben der Befruchtung degeneriert bei letzterer Art das embryonale Gewebe zugleich mit der ganzen Samenanlage. Umso merkwürdiger ist es daher, dass die Früchte sich wohl parthenokarp zu entwickeln vermögen!

Die Eizelle wird wahrscheinlich, ebenso wie der Endospermkern, normal befruchtet, was beim letzteren direkt wahrgenommen wurde.

Der Eiembryo wird 8-zellig. Ältere Stadien wurden bisher nicht beobachtet. Er scheint sich nicht weiter zu entwickeln, offenbar weil zu dieser Zeit schon grosse Adventivembryonen im Integument eingebettet sind, welche schnell wachsen und alle Nahrung an sich ziehen. Im Gegensatz zu diesen, stark mit Plasma gefüllten Embryonen mit vielen Mitosen sind die Eiembryonen plasmaleer und zeigen auch andere Zeichen der Degeneration (Siehe Abb. 15).

§ 10. Eugenia Cumini und andere Arten.

Zum Vergleich wurden noch einige andere Arten zytologisch untersucht.

E. cymosa, E. latifolia und E. bancana ergaben wenig besonderes. Immer war der Keimsack 5-kernig, ohne Antipoden.

E. polycephala zeichnete sich durch eine besonders starke Einschnürung des Keimsackes in der Nähe des Endospermkernes aus, sodass ein grosser, leerer Antipodialsack entsteht. Diese Art, welche wildwachsend, aber auch in den Kampongs angetroffen wird, zeigt eine nur geringe Obliteration der Embryosäcke.

E. striata zeigt nicht die übliche, starke Resorption des Nucellus. Der Keimsack ist im Verhältnis zum Nucellus klein, doch besitzt diese Art wohl, so wie alle bisher untersuchten, Gefässbündel im Integument.

E. javanica zeigt die erwähnte Einschnürung deutlicher als die anderen Arten. Sie hat auch noch eine grössere Zahl von vakuolenartigen Einschlüssen im Keimsackkern und im Protoplasma der Synergiden aufzuweisen. Ausserdem besitzen die Embryonen einen kurzen Suspensor.

Die merkwürdigen Sterilitätsverhältnisse bei E. javanica werden im Abschnitt über Bastardierung (S. 174) besprochen. Auch die Unterschiede der untersuchten Exemplare werden dort angegeben. Von den vielen verschiedenen Exemplaren — von Rassen kann bei der fortwährenden Kreuzung nicht die Rede sein — wurden nur 4 untersucht, die welche leicht zu kontrollieren waren.

Der Baum A hatte 1-, 2- oder 3-samige Früchte in gleichem Verhältnis.

Der Baum B hatte eine ungewöhnlich grosse weibliche Fertilität. Die frei bestäubten Früchte hatten 1—9 (meist 5) Samen. Eine mehr oder weniger ausgiebige Bestäubung scheint die Ursache dieser Verteilung zu sein, denn die während der Vollblüte geöffneten Blüten produzierten fast

stets 5—9-samige Früchte. Das Dominieren von 1 oder 2 Samenanlagen, wie wir es bei E. Jambos u.a. fanden, scheint hier weggefallen zu sein. Ein einziges Mal wurde unter 45 freibestäubten Früchten eine samenlose angetroffen. Entgriffelte Blüten fallen ohne Ausnahme ab, sodass autonome Parthenokarpie ausgeschlossen ist. Bei den Kreuzungsversuchen (siehe S. 141) wurden aber einige samenlose Früchte erzeugt. Isolierte und nachher selbstbestäubte Blüten bildeten stets samenlose Früchte. E. javanica B. ist also, wie alle E.-Arten, selbststeril, zeigt aber nach Selbstbestäubung stimulative Parthenokarpie, die bisweilen durch artfremden Pollen erfolgen kann. Eine Relation zwischen Fruchtknotenwand und Samenknospen ist hier also nicht notwendig. Die auf S. 147 erwähnten samenlosen Früchte von E. malaccensis verdanken ihre Entstehung wahrscheinlich auch der Selbstbestäubung.

Der *Baum C* ist männlich völlig steril. Die meisten Früchte enthalten 1 Samen, doch sind auch solche mit 2 Samen nicht selten. Ein einziges Mal wurde eine samenlose Frucht vorgefunden. Entgriffelte Blüten liefern auch noch Früchte. Die jungen Fruchtknoten enthalten in diesem Falle einige geschwollene Samenknospen, sodass ich zuerst an Apogamie dachte und eine grössere Zahl von Blüten entgriffelte. Doch ergaben diese alle samenlose Früchte. Bei der zytologischen Untersuchung stellte es sich heraus, dass die Schwellung der Samenknospen nicht auf Entwicklung eines Embryos beruht. Der Eiapparat ist verschwunden und ein Embryo nicht zu entdecken, der Keimsackkern aber ist stark geschwollen und liegt inmitten von sehr wenig Plasma, in der grossen, stark aufgeblähten Embryosackhöhlung. Ein einziges Mal war die Höhlung einer nicht geschwollenen Samenknospe mit grosszelligem Gewebe gefüllt, das sich vielleicht als ein parthenogenetisches Endosperm erklären lässt. Zu all' den Abweichungen, die wir bisher bei Eugenia fanden, kommt nun noch die autonome Entwicklung der

Samenwand von E. javanica C. Wenn diese Möglichkeit mit der primär autonomen Nucellarembryonie von E. Jambos zusammenträfe, so würde diese Art vielleicht ohne Bestäubung Samen erzeugen. Es ist höchst merkwürdig, wie sich bei Eugenia Teilvorgänge, die gewöhnlich in einem festen Verhältnis zueinander stehen und einen bestimmten Verlauf nehmen, aus dem Zusammenhang lösen. Wie bei einer Revolution emanzipieren sich die Vorgänge der Embryo-, Samen- und Fruchtbildung, ebenso die Lebensäusserungen der Sporen-, Nucellus- und Integumentzellen. Ins Physiologische übertragen gleicht Eugenia der Fliege Drosophila, die allerhand morphologische Missbildungen, Abkürzungen und Defekte produziert, die im Grunde auch auf physiologische Entgleisungen beruhen.

Der Baum D zeigt wieder andere Besonderheiten. Die Sterilität äussert sich hier in der Weise, dass die Mehrzahl der Blüten vor oder während der Anthese abfällt. Unter den Früchten besassen die meisten 1—4 Samen, manche waren samenlos. Bei der Makrosporenbildung zeigten sich hier deutliche Tetraden. Tetradenbildung kommt also bei Eugenia vor und ihr eventuelles Fehlen bei E. Jambos würde dort somit auf Diploidie des Keimsackes weisen.

Es liegt nicht in meiner Absicht, die Verhältnisse bei E. javanica lückenlos zusammenzufassen, sondern ich will mich hier auf eine orientierende Übersicht beschränken. Da die Blütezeit kurz ist und es sehr viele Formen gibt, hätte die zur Verfügung stehende Zeit auch nicht ausgereicht.

E. aquea. Dieser etwas kleinere Baum produziert gar keinen Pollen und doch ist jedes Exemplar jährlich mit einer grossen Menge zierlicher, kreiselförmiger Früchte beladen, welche wie mit Wachs überzogene Glasmodelle aussehen. Sie besitzen wenig Geschmack. Jede Blüte gelingt, doch fehlen Samen. Autonome Parthenokarpie ist also evident

und wird durch die Entwicklung entgriffelter Blüten bewiesen. Es sind noch einige normal aussehende Embryosäcke vorhanden.

E. Cumini Merr (E. Jambolana Lamk).

Diese polymorphe Art wurde schon bei der Besprechung von Tiwary's Arbeit genannt. Leider sind die angekündigten Untersuchungen über diese Art m.W. noch nicht erschienen. Die bisherigen Angaben über 2 Synergidenembryonen bedürfen noch der Bestätigung durch gute Präparate.

Auch diese Art scheint selbststeril zu sein, da an zwei in Bandung wachsenden Bäumen nach reichlicher Blüte keine Früchte erscheinen. Obschon Befruchtung ausblieb, zeigten die Eizellen in den geöffneten Blüten meistens zwei Nucleolen von ungleicher Grösse, eine Erscheinung, die bei E. Jambos selten, bei den anderen Arten, wie E. javanica, etwas häufiger auftritt. Bisher konnte ich 5 Exemplare von 4 verschiedenen Standorten und zahllose auf dem Markte gekaufte Früchte ohne Resultat auf Polyembryonie untersuchen. Bisweilen gleichen die Pflanzen einander vegetativ sehr, unterscheiden sich aber in Form und Geschmack der Früchte in hohem Masse. Im Buitenzorger Botanischen Garten sind aber auch Formen mit abweichenden Blättern vorhanden. Ein Baum (E. Cumini Opslag) unterscheidet sich durch starken Wurzelaufschlag. Bei dem Baum „*Coen*" hatten stets einige Samenknospen einen doppelten Nucellus. In diesen beiden Nucelli wurden bis jetzt noch nicht zu gleicherzeit befruchtungsfähige Keimsäcke gefunden, es ist aber doch nicht ausgeschlossen, dass aus dergleichen Anlagen einmal scheinbar polyembryonale Samen entstehen können (siehe S. 115, B).

Über das merkwürdige Pollenbild von E. Cumini M. wird später (siehe Seite 174) gesprochen werden.

Der Bildung von Embryosäcken geht bei einigen Varietäten Tetradenbildung voraus. Diese konnte mehrmals beobachtet

werden, trotzdem von E. Cumini weitaus weniger Material geschnitten wurde als von E. Jambos. Es gelang mir nach langem Suchen, eine Spur von Polyembryonie bei E. Cumini zu entdecken. Herr Donkersloot zu Pamekasan (Madura) berichtete mir, dass er bei E. Cumini, und zwar nur bei Sämlingen eines sehr grossen Exemplars von Proppo, Polyembryonie beobachtet hätte. Sie äusserte sich so, wie in Abb. 16 wiedergegeben wird. Diese Figur zeigt grosse Ähnlichkeit mit Tiwary's Abbildungen über „belated Polyembryony". Auf meine Bitte erhielt ich vom genannten Baume, welcher der Varietät „*sòsò*" zugehört, 400 Samen zugesandt. Etwa 100 Stück, daraufhin untersucht, zeigten keine Spur von Polyembryonie. Von den übrigen Samen keimten in meinem Garten sofort 49. Unter diesen zeigten 8 die bereits beschriebene und abgebildete Spaltung (Abb. 16), welche bisweilen so weit ging, dass drei getrennte Keimstengel vorhanden waren und in drei Fällen sogar ein fascirter Stengel mit dem Durchmesser dreier gewöhnlicher Stengel entstand.

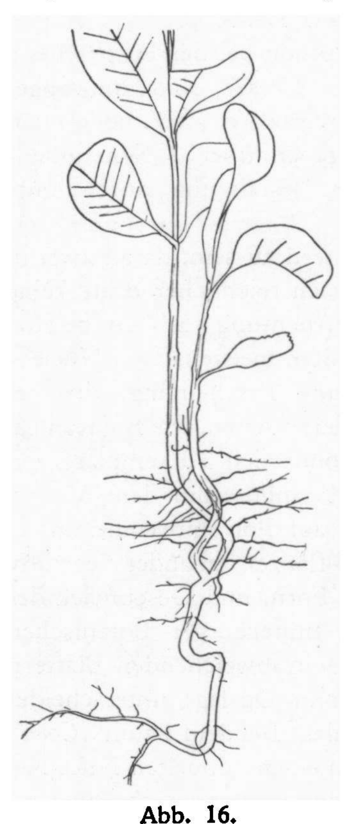


Abb. 16.
Halbjähriger Sämling von E. Cumini var. sòsò mit „gespaltenem" Keimstengel.

Die Ursachen dieser Missbildung werde ich hier nicht näher diskutieren, es steht aber fest, dass sie nicht von einer

vorhergehenden Polyembryonie abzuleiten ist. Auf S. 124 wurde diese Meinung schon geäussert für E. formosana und E. grandis, während auf S. 137 über die Doppelembryonen von E. Jambos eine andere Auffassung gegeben wurde. Im Gegensatz zu den Befunden an E. Jambos wurden bei E. Cumini nie mehr als zwei Kotyledonen und nie mehr als eine Keimwurzel angetroffen.

Es wird für Madura auch eine samenlose Form, die Varietät *„boeter"*, erwähnt.

Eine grosse Zahl Samen verschiedener Herkunft aus Madura lieferte, ebenso wie die von Westjava, keine Fälle von Polyembryonie.

IV. ABSCHNITT.

DISKUSSION DER POLYEMBRYONIE IN IHRER BEZIEHUNG ZU DEN ÜBLICHEN ERKLÄRUNGSVERSUCHEN.

§ 11 Die Beziehungen zur normalen Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung der eben besprochenen *Eugenia*-Arten weicht von dem normalen Wege vollkommen ab. Darum wollen wir jetzt das Verhältnis zur normalen Fortpflanzung untersuchen. Wir werden sehen, dass es sich hierbei nicht um zufällige, isoliert dastehende Abweichungen handelt.

Zuerst müssen wir die Möglichkeit in Erwägung ziehen, dass die Nucelluswucherungen bei E. Jambos ihr Dasein dem Auswachsen von geschlechtlichen Zellen verdanken, aber anderen, als die normalen geschlechtlichen Zellen. Vielleicht sind die plasmareichen Zellen bei E. Jambos von überzähligen Archesporzellen im Nucellus abzuleiten, die sich nach einer mehr oder weniger stark angedeuteten Tetradenteilung in Makrosporen geteilt haben. Diese Sporenzellen wären dann nicht zuerst zu Keimsäcken, sondern sofort zu Embryonen ausgewachsen!

Böös 3) beschreibt eine Erscheinung, die eine glänzende Ergänzung zu diesem Vorgang bietet. Er beobachtete nämlich bei zwei Arten der sonst meist apogamen [1] Gattung Alchemilla (A. orbiculata und A. vulcanica) Degeneration der grossen, axilen Archesporzelle, während eine oder mehrere der umgebenden Archesporzellen, wir könnten sie Reserve-Archesporzellen nennen, sich in 2—4 Zellen teilen, welche sich zu apogamen Embryosäcken entwickeln können.

Diesen Vorgang kann man nicht Aposporie nennen. Es handelt sich um echte Archesporzellen, die 2—4 Zellen, meines Erachtens Sporenzellen, liefern. Wir erblicken hierin einen Übergang zwischen Apogamie und Aposporie. Selbstredend stützt diese Beobachtung die oben besprochene Auffassung; sie lässt sich in das Schema von Ernst einfügen, nach dem die Nucellarembryonie das Endglied der folgenden Reihe darstellt:

haploide Phase mit Befruchtung ⟶
diploide Geschlechtsgeneration mit apogamer Eizellen-entwicklung ⟶
Aposporie ⟶
Nucellarembryonie.

In dieser Reihenfolge wird die geschlechtliche Generation (der Keimsack) in Form oder Funktion immer mehr reduziert. Während sie bei der Aposporie noch angelegt wird (aus dem Sporophytengewebe mit Umgehung der Sporenbildung), wird sie bei der Nucellarembryonie gänzlich überschlagen, so dass sich aus dem Sporophytengewebe sofort eine diploide Eizelle mit direkter Entwicklung bildet.

Vielleicht stellt auch die Entstehung der Integumentembryonie eine aus der Nucellarembryonie abgeleitete Stufe dar.

[1]) In diesem Abschnitt wird der Terminus Apogamie von den diesbezüglichen Autoren ohne weiteres übernommen. Man meint meistens Apogamie im Sinne Strasburgers (Siehe S. 118).

Die Entstehung der Adventivembryonen aus einzelligen Anlagen (diploiden Sporenzellen?) wie bei Eugenia wurde von Ernst, so weit mir bekannt, nicht erwähnt, würde aber seine Theorie mehr plausibel machen. Es wäre nämlich von Bedeutung, wenn vor der Stufe der Entstehung des Embryos aus Sporophytenzellen (die gewöhnliche Nucellarembryonie) noch jene der Entstehung aus diploiden Sporenzellen eingefügt werden könnte, wie sie oben für Eugenia möglich erachtet wurde.

Nun darf aber letztere Auffassung nicht ohne weiteres als richtig betrachtet werden. Denn die plasmareichen Zellen von E. Jambos entstehen ohne sichtbaren Zusammenhang mit dem normalen Fortpflanzungszyklus. Es wird nur eine (selten zwei) echte Makrosporenmutterzelle angelegt. Die plasmareichen Zellen entstehen später subepidermal und tiefer (siehe Abb. 6).

Obgleich sie also nicht zusammen mit den echten Sporenzellen angelegt werden, dürfen die plasmareichen Zellen doch wohl als Sporen oder Eizellen aufgefasst werden. Jedenfalls ist es beachtenswert, dass sie sich aus ihrem Verbande gelöst haben und verjüngt sind, ebenso wie wirkliche geschlechtliche Zellen. Abb. *5d* zeigt, dass auch in der Kernstruktur grosse Ähnlichkeit mit solchen Zellen besteht. Wenn wir also zwischen den beiden Auffassungen wählen müssen, nämlich jener, dass die Nucellarembryonie eine Form von ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist (d.h. [1]) eine Fortsetzung der Mutterpflanze mit Umgehung des Generationswechsels) und der Auffassung Ernsts, so schliesse ich mich letzterer an. Meines Erachtens beruht die Nucellarembryonie nicht auf einem zufälligen Entstehen von adventiven Knospen, sondern ist sie eine Regulation der Pflanze in Bezug auf ihre

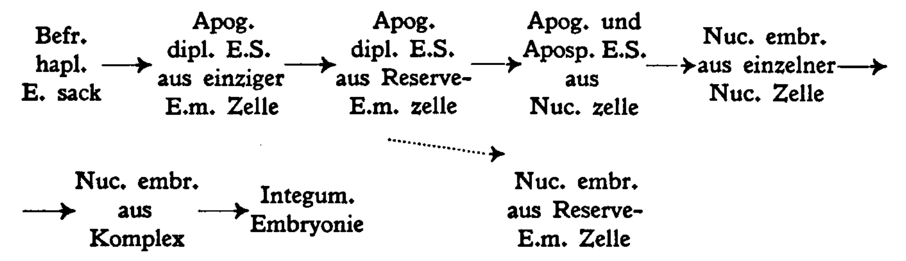
---

[1]) Winkler 29). Strasburger fasst sogar die Entwicklung einer diploiden Eizelle als ungeschlechtliche Fortpflanzung auf.

geschlechtliche Fortpflanzung. Dies erklärt auch, warum sie so oft mit sonstigen Abweichungen koinzidiert, die deutlich aus der normalen Fortpflanzung abzuleiten sind (Beispiele: Calycanthus, Alchemilla, Allium odorum, Alnus rugosa). Warum Ernst annimmt, dass Apogamie und Nucellarembryonie einander ausschliessen, ist mir nicht deutlich, da auch andere Abweichungen mehrmals zusammen vorkommen. Tatsächlich ist Alchemilla nicht der einzige Fall von gemeinschaftlichem Vorkommen von Apogamie und Nucellarembryonie geblieben.

Sollte sich Tiwary's Mitteilung über Aposporie bei E. Jambolana als richtig erweisen, so hätten wir bei Eugenia noch eine andere Phase der Reduktion. Wir finden dann innerhalb der Gattung die folgenden Glieder der Reihe: Befruchtung ⟶ Apogamie ⟶ Aposporie ⟶ Nucellarembryonie ⟶ Integumentembryonie.

Im Allgemeinen sind die folgenden Phasen zu unterscheiden:



Die mit dem punktierten Pfeil angedeutete Stufe wurde meines Wissens noch nicht beobachtet. Obgleich in der eben angegebenen Weise die Reduktionen eine schöne Stufenleiter bilden und theoretisch ineinander übergehen, so folgt daraus noch nicht, dass sie auch immer in dieser Reihenfolge aus einander entstanden sind.

Ein Appell an Haberlandts Hypothese (S. 178) zugunsten der üblichen Auffassung, dass die Nucellarembryonie einfach eine Form von ungeschlechtlicher Fortpflanzung

darstellt, wird durch die früheren Auseinandersetzungen genügend widerlegt. Auch wenn die Nucelluswucherungen durch irgendwelche physische Agentia hervorgerufen würden, so wären sie doch nicht als zufällig zu deuten.

Die Integumentembryonie weicht so sehr vom normalen Geschehen ab, dass es nicht möglich erscheint, damit Anknüpfungspunkte zu finden. Sollen wir nun diese Erscheinung einfach als ungeschlechtliche Fortpflanzung betrachten? Das Zusammentreffen mit der Nucellarembryonie und der Apogamie im selben Genus und mit dem gleichen Resultat, weist aber auf eine Verwandtschaft der Erscheinungen hin. Wir wollen uns also lieber darüber wundern, dass hier so ganz ungewöhnliche Teile der Pflanze zu der Samenbildung benutzt werden. Übrigens ist auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine Funktion der ganzen Pflanze, nicht einfach Desorganisation des Verbandes durch Zufall.

Auch die Parthenokarpie wird von Ernst als Glied der Reduktionsreihe aufgefasst, und zwar als ihr letztes. Die Parthenokarpie bedeutet völlige Sterilität, also höchste Reduktion. Vom normalen Prozess ist nur noch eine Schwellung der Fruchtknotenwand übrig geblieben, welche bisweilen autonom, oft aber stimulativ ist.

Die Glieder der genannten Reihe stellen Organisationsstufen dar, deren Bedeutung und Anpassungswert nicht leicht verständlich sind und die Parthenokarpie ist sogar biologisch sinnlos. Als Glied der Reihe wäre sie nur als eine übermässige Äusserung einer mysteriösen Potenz zu deuten.

Wir wissen bisher noch nicht, welcher Art die Reize sind, die von den befruchteten Samenanlagen ausgehen. Darum lässt sich auch nicht beurteilen, ob das Zusammentreffen der Sterilität mit der Emanzipierung der Fruchtwand Zufall oder Regulation ist. Bei den meisten sterilen Pflanzen ist die Fruchtwand in ihrem Auswachsen noch von Reizen abhängig. Andrerseits können bisweilen ungewöhnliche

Reize bei übrigens normalen Pflanzen als Ersatz dienen. Ernst will die mysteriöse Wirkung der Bastardierung direkt als einen „kausalen" Grund für die Parthenokarpie annehmen. Darüber wird später bei der Besprechung der Bastardierungshypothese noch die Rede sein. Die Beweisführung Ernsts: „wenn Apogamie u.s.w. durch Bastardierung verursacht wird und Parthenokarpie auf Bastardierung zurückzuführen ist, so sind beide Erscheinungen homolog oder wenigstens mit einander vergleichbar", würde mich nicht überzeugen. Es bestehen aber Andeutungen dafür, z.B. bei Eugenia, dass Nucellarembryonie, Parthenogenesis und Parthenokarpie abwechselnd vorkommen, so wie Äusserungen einer einzigen Grundpotenz, sodass sie ihrem Wesen nach verwandt sind.

Ein interessanter Versuch zur Unterscheidung zwischen generativen und vegetativen Embryonen bei Citrus 6) durch einen Vergleich der individuellen Merkmale der Mutterpflanze lieferte ein für die Praxis bedauerliches, theoretisch jedoch wichtiges Resultat, dass nämlich die individuellen Altersmerkmale der Mutterpflanze in den Adventivembryonen verschwinden und somit die Nucellarembryonie Verjüngung und Entdifferenzierung mit sich bringt [1]). Die verschiedenen Embryonen sind tatsächlich nicht zu unterscheiden.

Warum zeigen nun zwei (oder drei) verschiedene (aber verwandte) Arten Abweichungen, die zu Polyembryonie führen, trotzdem diese Abweichungen unter sich wiederum verschieden sind? Dies führt zur Annahme einer zentralen Ursache für die Polyembryonie als solche. Aber welche?

Die einfache teleologische Überlegung, dass es sich hier um eine Anpassung zu Gunsten der Vermehrung der Keime,

[1]) Vergl. die Ausführungen Winklers, in welchen er dasselbe für die „apogame" Eizelle betont, die nach andern Autoren mit Körperzellen gleichzustellen wäre.

d.h. einer besseren Fortpflanzungsmöglichkeit handelt, stimmt nicht mit der tatsächlichen Bedeutung überein. Die Vorzüge der Polyembryonie sind diesbezüglich gering, da die meisten Embryonen nicht gelingen, die auswachsenden Keimpflanzen neben einander bestehen bleiben und einander hindern.

Einen Augenblick dachte ich auch an eine Beziehung zur Selbststerilität, welche, wie oben bereits besprochen wurde, die Samenbildung sehr erschwert, wenigstens wenn die Bäume nicht, wie in der freien Natur, in Gruppen wachsen. Durch das nahe Aneinanderrücken mehrerer Pflanzen liesse sich vielleicht Abhilfe schaffen und die Befruchtung erleichtern. Leider trifft auch dieser „Zweck" nicht zu. Die benachbarten Bäume werden untereinander steril sein, da der Eiembryo den bisherigen Resultaten zufolge obliteriert und die übrigen Keime „vegetativ" aus *einer* Pflanze entstanden sind.

Es ist deutlich, dass sichere Resultate der auf Seite 141 u.f. erwähnten Versuche über Sterilität in dieser Beziehung sehr erwünscht wären.

Im Vorhergehenden wurde stets die Selbststerilität als eine primäre, die Polyembryonie als eine sekundäre Erscheinung betrachtet. Die umgekehrte Auffassung macht die Frage nicht leichter und ist auch wenig verständlich.

§ 12 Erklärungsversuche.

Da die teleologische Erklärung uns im Stiche lässt, so wollen wir versuchen, die Polyembryonie als solche beiseite zu lassen und durch eine mehr kausale Erklärung dem Wesen der Adventivembryonie näher zu kommen. Da die Erscheinung, wie oben dargelegt wurde, stets mit Apogamie (Parthenogenesis) in genetischem und räumlichem Verbande steht und die Erscheinungen auch bei Eugenia zusammen vorkommen, so liegt es auf der Hand, jetzt auch die bisher bekannten Erklärungsversuche der Apogamie zu untersuchen.

A. *Ernährungsweise.*

Unter den apogamen Pflanzen gibt es auffallend viele Parasiten und Saprophyten, sodass man zur Annahme einer direkten oder indirekten Beziehung zwischen Apogamie und den abweichenden biologischen Verhältnissen gezwungen wird, so mysteriös diese auch erscheinen möge. Bei Eugenia aber ist in der Lebensweise nichts Abweichendes zu erkennen. Wohl wurde ein übermässiger Nahrungszufluss zu den Samenanlagen als ein veranlassendes Moment für die Parthenogenesis (Apogamie) in Betracht gezogen. Strasburger schrieb sogar die Möglichkeit der direkten Entwicklung der Archesporzellen dieser Ursache zu. Bei Eugenia aber spricht nichts zugunsten dieser Auffassung, da die Entwicklung der plasmareichen Zellen gerade in degenerierenden Nucellarkappen stattfindet.

B. *Domestikation.*

Dieser Faktor wird vielfach als Grund für verschiedene Abweichungen in der Fortpflanzung erwähnt. Rein zahlenmässig betrachtet zwingt das Material über Apogamie und Nucellarembryonie tatsächlich zu diesem Gedanken (Siehe auch Liste auf S. 116). Dies sagt aber noch nichts aus über den ursächlichen Zusammenhang. Es ist nämlich möglich, dass die gleichen Faktoren, welche die Eignung zur Kultur schufen, auch auf die Fortpflanzung einen Einfluss ausüben. In diesem Falle wären Domestikation und geschlechtliche Reduktion nur parallele Erscheinungen. Wir werden später zu zeigen versuchen (siehe unter D und E), dass dies wahrscheinlich ist.

Dennoch ist Beeinflussung seitens der Domestikation als solche, wie Darwin und Tischler lehren, nicht unmöglich. Die im Walde in Gruppen wachsenden Eugeniabäume werden durch den meist isolierten Stand in Gärten in ganz andere Verhältnisse versetzt, besonders dadurch, dass sie selbststeril sind.

Eine ausführliche Untersuchung über die Fortpflanzung der lang oder kurz kultivierten javanischen Nutzpflanzen und ihrer wildlebenden Art- und Gattungsgenossen könnte diese Frage vielleicht beantworten.

C. *Reduktion in der geschlechtlichen Sphäre.*

Sterilität einer Pflanze kann aus sehr verschiedenen Ursachen eintreten. Auf Java z.B. gibt es Arten, die wegen des ungewohnten Klimas seit Jahrhunderten keinen Samen mehr produzieren und andere, die aus blütenbiologischen Gründen unfruchtbar bleiben, wie z.B. Eichhornia. So nennt Cammerloher im 76sten Bande der Österr. Bot. Zeitschrift zahlreiche Beispiele, denen noch viele andere hinzuzufügen wären. Die sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Arten zeigen, so wie bekannt, vielfach auch Blütensterilität. Verfasser konnte neuerdings wieder zwei Fälle dieser Erscheinung für Java beschreiben 18). In diesen Beispielen kann die ungeschlechtliche Fortpflanzung keineswegs umgekehrt als die Folgeerscheinung, z.B. einer Bastardierung, gedeutet werden, wie Ernst es tut.

Lotsy konnte bei Rhopalocnemis phalloides, einer Verwandten der apogamen Balanophora-Arten, fast niemals Befruchtung entdecken und meinte, die Pflanze sei auf dem Wege, apogam zu werden. Auch Rafflesia unterliegt allerhand Schwierigkeiten bei der Befruchtung, ist aber nicht apogam.

Hegelmaier fand bei Euphorbia dulcis Adventivembryonen und Pollenobliteration und glaubte daher, dass sie sich auf dem Wege zur Aushilfe befindet. Ob sie auch das Stadium der Apogamie erreicht hat, lässt sich nicht entscheiden.

Es gibt auch noch andere Beispiele für die genannte Aushilfe. Wenn auch bei Calycanthus die Apogamie mit Sterilität verbunden ist, so kann man sich doch vorstellen, dass Strasburger und Tischler die Apogamie als Aushilfe

bei Sterilität auffassen, welche allmählich entstanden ist. Dasselbe liesse sich auch für die Nucellarembryonie anwenden. An und für sich scheint dies nicht unmöglich, auch ohne psycholamarckistische Ideen zu Hilfe zu rufen.

Winklers 29) und Ernsts 7) Kritik der Tischlerschen Theorie der langsamen Entstehung der Apogamie hat aber allerhand unüberwindliche Schwierigkeiten mit sich gebracht.

Es ist merkwürdig, dass die Parthenokarpie von E. javanica (C) wiederum mit Sterilität verbunden ist. Wenn sie Apogamie wäre, so würde letztere vielleicht als Aushilfe zu verstehen sein, trotzdem es noch nicht fest steht, ob E. javanica C eine erblich distinkte Form ist, die früher eine bessere sexuelle Potenz besass. Bei E. javanica ist es überhaupt nicht möglich, von einer Art oder Subspezies zu reden und noch weniger von einer Art, die sexuell degeneriert ist. Die verschiedenen Formen werden nämlich in der Kultur nur durch fortwährende Kreuzung erhalten. Eine Theorie, die alle Erscheinungen der Polymorphie, Sterilität, Parthenogenesis, Parthenokarpie, Nucellar- und Integumentembryonie umfasst, gibt es nicht; auch die Strasburger-Tischlersche Theorie kommt dafür nicht in Betracht.

Die polyembryonalen Eugenia-Arten sind, wie die Tabelle auf S. 170 lehrt, völlig fertil und zeigen dennoch viele Abweichungen, vielleicht auch Parthenogenesis. Die Selbststerilität dieser und anderer Arten kann nicht zur Demonstration des Primates der Sterilität herangezogen werden, da auch die selbstfertile Form E. Jambos H polyembryonal ist. Alle Befruchtungsschwierigkeiten sind solange nicht von der Nucellarembryonie überwunden, als sie nicht bis zum Stadium der reifen Samen völlig autonom ist. Die primär und sekundär stimulative Nucellarembryonie scheint als Aushilfe überhaupt nur in denjenigen Fällen Bedeutung zu haben, in denen der junge Embryo aus irgend welchen

Gründen in der Entwicklung gehemmt ist. In diesem Falle wäre also die Degeneration des Eiembryos primär und die nachherige Entwicklung von Adventivembryonen sekundär, während das Verhältnis gewöhnlich umgekehrt vorgestellt wird. Bei dieser Frage sind allerhand Überlegungen möglich; bestimmte Tatsachen pro und contra sind jedoch nicht vorhanden. Wenn bei (noch?) nicht polyembryonalen Formen von E. Cumini eine Degeneration der Embryonen gefunden würde, so wäre dadurch die Frage vielleicht deutlicher.

Zum Schlusse müssen wir gestehen, dass eine allmählich zunehmende Sterilität nicht als Grundursache in Betracht kommt, sondern dass die vorhandene Sterilität die Folge einer primären Ursache oder eine Begleiterscheinung ist.

D. *Polyploidie.*

Ein Zusammenhang zwischen somatischer Parthenogenesis (Apogamie) und Polyploidie scheint möglich zu sein. Letztere geht nämlich öfters mit Wegfall der Reduktionsteilung zusammen. Wenn nicht-reduzierte Eizellen vorliegen, so kann man sich nicht wundern, dass sie sich ohne Befruchtung entwickeln können. Ob Diploidie oder Tetraploidie an sich Parthenogenesis veranlassen kann, darüber sind die verschiedenen Forscher noch nicht einig. Über dieses Thema sind schon so viele zusammenfassende Studien geschrieben, dass es hier überflüssig ist, noch einmal darauf einzugehen. Man hat die Entstehung der unreduzierten Eizelle meist nicht als eine primäre Erscheinung aufgefasst, sondern als Folge einer vorhergegangenen Bastardierung. Darum wird die abnormale Chromosomenkonstitution gewöhnlich nicht separat besprochen, sondern bloss nebenbei im Kapitel über Bastardierung.

Wenn Nucellarembryonie mit Parthenogenesis zusammentrifft, so ist das Vorkommen beider nicht gleichwertig, denn eine diploide Eizelle ist abnormal, diploides Nucellusgewebe aber hat keine besondere Veranlassung zum Wuchern und

zur Bildung von Embryonen. Wenn dies so ist, so ist die Wucherung keinesfalls auf Rechnung einer abnormalen Chromosomenkonstitution zu stellen. Weshalb aber unterbleibt die Reduktion? Vielleicht weil die „diploide" Pflanze eigentlich polyploid ist? Wäre dies der Fall, so liesse sich vielleicht eine Erklärung finden.

Bei tetraploiden Pflanzen ist einerseits der Gametophyt wegen der für ihn zu hohen Chromosomenzahl abnorm, sodass er leicht misslingen könnte. Andererseits könnte man dem Nucellusgewebe (eventuell Archesporgewebe) wegen seiner hohen Chromosomenzahl die Neigung zum Wuchern zuschreiben, die durch die Nähe des Keimsackes, mit seiner besonderen Eignung zum Nähren von Embryonen, erleichtert sein würde. Umgehen der geschlechtlichen Generation könnte hier erleichtert sein.

Wenn nun auch andere bestimmende Faktoren vorhanden sind (siehe unter C, E, F), so könnte nach dieser Auffassung Nucellarembryonie eintreten. Wenn der Eiembryo öfters degeneriert, dann ist dies so zu erklären, dass Eizelle und Pollenkern — obgleich der Zahl nach diploid — dennoch keinen vollständigen Chromosomensatz haben und deshalb auch der tetraploide Satz qualitativ unvollkommen ist. Auch die Degeneration der Makro- und Mikrosporen wäre so deutlich, ebenso wie die Koinzidenz der Parthenogenesis mit Nucellarembryonie.

Wie oft Polyploidie aber wirklich in Frage kommt, lässt sich vorläufig nicht feststellen, weil die uns interessierenden Pflanzen zum Teil zytologisch noch nicht untersucht sind.

Zygopetalum (siehe die Liste auf S. 116) hat in der haploiden Generation wenigstens 24 Chromosomen. Diese Zahl ist wahrscheinlich als eine tetraploide zu betrachten, weil die Mehrzahl der Orchideen 11-12-15 Chromosomen aufzuweisen hat.

Spiranthes cernua hat in der haploiden Phase 30 Chromosamen, während die normale S. gracilis deren 15 hat.

Funkia (Hosta) ist mit der Zahl 24 wahrscheinlich auch tetraploid, weil die verwandten Arten die Zahl 12 zeigen.

Calycanthus hat 12 Chromosomen in der haploiden Serie, von denen eins besonders lang ist. Die Arten sind hier also sämtlich diploid. Der Keimsack hat die diploide Zahl.

Citrus zeigt ebenfalls eine niedrige Zahl, nämlich 8 in der haploiden Phase.

Alchemilla pastoralis ist wahrscheinlich ebenso wie die anderen apogamen Arten tetraploid (32 chromosomen haploid, während A. arvensis haploid 16 hat).

Allium odorum hat nach Haberlandt und Schürhoff 8 als haploide zahl, nach Modilewsky 16, während die gewöhnliche Zahl für Allium 8 beträgt. Also gibt es eine diploide und eine tetraploide Rasse. Aber auch die diploide Rasse zeigt Nucellarembryonie (Schürhoff). Haberlandt untersuchte ebenfalls eine diploide Rasse, verneint aber das Bestehen einer Adventivembryonie und meint, die angeblichen Nucellarembryonen seien aus Antipoden entstanden.

Weitere Angaben fehlen meines Wissens noch. In der Mehrzahl der Fälle begegnen wir Polyploidie, aber erst die Zukunft wird uns darüber belehren, wie weit dies geht.

Die Befunde an Eugenia sind in der Tabelle auf S. 170 mit jenen Resultaten zusammengefasst, die uns aus anderen Gründen interessieren.

Die Feststellung der Chromosomzahlen in somatischen Platten war wegen der besonderen Kleinheit der Wurzelzellen äusserst schwer. Obgleich von vielen Arten Wurzelspitzen fixiert wurden, blieben die Resultate nur spärlich.

Tiwary wird, nach einer schriftlichen Mitteilung, die Gattung vergleichend-zytologisch untersuchen und später wohl weitere Chromosomzählungen mitteilen.

Bei E. Jambos kommt Polyploidie vor, doch haben alle untersuchten Pflanzen Polyembryonie, wenn sie auch bei der Form mit 14 Chromosomen am wenigsten ausgesprochen ist. Die polyembryonale Art E. malaccensis hat eine niedrige

und ungerade Zahl, während die sexuell mehr normale E. javanica B durch das Doppelte dieser Zahl gekennzeichnet ist.

Tabelle II.

	Chromosomenzahl		% der geschrumpften Körner	Bemerkungen
	Som. Platte	Pollen (haploid)		
E. Jambos Veld		14 [1])	± 10	[1]) Zahl der Gemini
„ R.V.	± 42 [2])		± 10	[2]) Wurzelspitze und Embryo
„ H.			± 10	
„ Austr.			10—15	
„ Buit.	± 54		± 3	
E. malaccensis	22	11 [3])		[3]) Gemini und in Platten
E. javanica A			3—10	
„ B		21—22	5—10	
„ C			± 100	
„ D			± 10	
E. Cumini M	42—44 [4])	± 20 [5])	30—40	[4]) Nucellusplatte [5]) Teilung im Pollen
„ Coen			15—20	
„ Stop			± 3	
„ Opslag			5—10	
E. aquea			100 [6])	[6]) Im Fache zusammengedrückt
E. latifolia			± 10	Im Hort. Bogoriensis
E. bancana			5—10	Im Hort. Bogoriensis
E. jamboloides			± 3	Im Hort. Bogoriensis
E. densiflora			± 10	Im Hort. Bogoriensis
E. edulis			15—20	Im Hort. Bogoriensis
E. cymosa			± 10	Im Hort. Bogoriensis
E. striata			40—50 [7])	[7]) Frischgeöffnete Blüten an Ästen, die einen Tag vorher (nach Transport in der Botanisierbüchse) in Wasser gestellt wurden.

Sich ein Urteil über die Bedeutung der Polyploidie zu bilden, wird durch diese Befunde nicht erleichtert. Ein fester Zusammenhang zwischen Polyploidie und Adventivembryonie kann nicht bestehen, obschon vieles zu Gunsten dieser Auffassung spricht.

E. *Bastardierung.*

Seit dem Erscheinen des Ernstschen Buches (7) hat sich das Hauptinteresse der Parthenogenesis-Forscher auf die Bastardierung als mögliche Ursache dieser Erscheinung gerichtet und es wurde bereits ein grosses Material über dieses Thema zusammengetragen.

Auch die Polyploidie wird in der Regel in diesem Rahmen besprochen und ihr eventuelles Vorkommen zugunsten der Bastardierung als Ursache benützt. Im Allgemeinen scheint mir dies nicht richtig zu sein, da die Polyploidie nicht immer und ohne Weiteres auf Bastardierung zurückzuführen ist, obgleich deutliche Beziehungen vorhanden sind.

Es ist hier jedoch nicht der richtige Ort für eine Übersicht in Bezug auf die Frage, inwiefern Bastardierung an sich und auf einmal Apogamie oder Parthenogenesis hervorbringen kann. In der Mehrzahl der Fälle ist die Möglichkeit einer Bastardierung nicht zu leugnen. Der ursächliche Zusammenhang aber ist noch nicht immer deutlich. Wie bereits gezeigt wurde, lässt sich die Bedeutung bestimmter Begleiterscheinungen der Bestardierung, wie z.B. Sterilität und Polyploidie, als primäre Ursachen nicht immer ablehnen.

In allerjüngster Zeit hat Kappert 14) generative Apogamie (Winkler) und Polyembryonie (Gruppe C) als Folge einer experimentellen Kreuzung nachgewiesen. Er ist mit Ernst einverstanden, dass die Bastardierung Ursache der Polyembryonie sein kann, erwähnt aber nicht, dass Ernst immer den Nachdruck auf die plötzliche Entstehung der Apogamie gelegt hat und zwar durch die Heterozygotie an sich. Kappert dagegen sucht Kontakt mit der Genetik

und schliesst aus seinen Resultaten: „dass spezifische, auf mehrere Sippen verteilte recessive Gene, die die Tendenz zur Mehrlingsbildung bedingen, durch die Kreuzung zusammengebracht und in der richtigen Kombination in bestimmten Linien ausgespalten werden". Die Polyembryonie scheint ihm danach eine Eigenschaft einer bestimmten Mutterpflanze zu sein.

Wie sehr oft ist das Arbeiten mit genetischen Faktoren auch hier mehr oder weniger eine Umgehung und Verhüllung der Schwierigkeiten. Die Polyembryonie bei Linum beruht auf zwei grundverschiedenen Prozessen, sodass Kappert denn auch allerhand Hilfshypothesen braucht zur genetischen „Erklärung". Die Spaltung der „Zygote" zum Beispiel kann nicht als eine Eigenschaft der Mutterpflanze betrachtet werden, weil die „Zygote" schon einer anderen Generation angehört. Etwas ähnliches gilt für das Benehmen der Embryosackzellen.

Und doch ist es merkwürdig, dass Apogamie und Polyembryonie wieder zusammentreffen, auch schon deshalb, weil in beiden Prozessen Zellen sich ihrer Gebundenheit befreien. Eine exakte Untersuchung, die nicht vor dem Gen-Begriff Halt macht, sollte Klarheit bringen in das Verhältnis zwischen dieser Erscheinung und der Bastardierung (Vielleicht bedeuten die Beobachtungen Briegers an Nicotiana (siehe S. 173) einen Fortschritt in diese Richtung).

Wenn wir schliesslich im Besonderen die Beziehungen zwischen Adventivembryonie und Bastardierung verfolgen, so bleibt dieser prinzipielle Punkt vorläufig wieder unbeachtet.

Die Gattung Citrus ist sehr polymorph, hat starke Bastardierung erfahren und zeigt Nucellarembryonie. Da letztere aber bei sehr vielen Arten, wahrscheinlich auch bei Triphasia vorkommt, ist ein ursächlicher Zusammenhang beider nicht notwendig. Wahrscheinlich ist die Nucellar-

embryonie der Bastardierung vorausgegangen. Die häufige Degeneration des Eiembryos soll nach Ernst auch ein Zeichen der Bastardnatur sein, die Entwicklungshemmungen mit sich bringt. Ausserdem wird nach Tischler zitiert, dass in Ananas-arten hybrider Natur Zellen des Nucellus in die Höhlung des obliterierten Embryosackes hineinwachsen, was eine Vorstufe der Embryobildung sein könnte.

Brieger 4) beobachtete auch Epithelwucherungen neben degenerierten Embryosäcken bei Nicotiana-Bastarden. Die „Wucherungen" des Integuments sind nicht übermässig stark. Einzelne Zellen vergrössern sich und teilen sich mehrmals, ohne dass auffallende Veränderungen im Protoplasma und Kern auftreten. Von einer Annäherung an die Vorgänge bei E. Jambos kann keine Rede sein.

Die besprochene Wucherung und die Umbildung in chaotisches meristematisches Gewebe ganzer Bezirke der Keimpflanzen ist nach Brieger keine direkte Folge einer Gleichgewichtszerstörung im Bastarde, sondern nur sekundär durch das primäre Absterben vieler Zellen und die darauffolgende Entstehung von Nekrohormonen zu erklären (siehe ad F).

Es ist hier nun die richtige Stelle, eine eventuelle Bastardierung innerhalb der Gattung Eugenia zu besprechen.

Eugenia ist sehr formenreich. Für Brasilien allein erwähnt die Flora Brasiliensis etwa 280 Arten. Ausserdem findet man bei kultivierten Arten sehr viele Varietäten, ganz besonders bei den einheimischen Arten E. javanica und E. Cumini. Die wildlebende Flora auf Java ist noch nicht genügend untersucht worden, sodass man von Unter- oder Kleinarten noch wenig weiss, doch vermutlich sind sie auch hier anwesend, denn auch die noch ganz oder halb wildlebenden Arten, wie E. densiflora (*Klampok*) und E. operculata Roxb. sind pleiotyp.

In der Tabelle auf S. 170 ist mein Zahlenmaterial in Bezug auf Sterilität zusammengetragen.

E. Cumini trägt an den verschiedenen Exemplaren sehr verschiedene Blätter und Früchte. Auch die Pollenfertilität ist sehr verschieden. Exemplar M. in einem Garten in der Nähe von Bandung (die Art wird sonst besonders in den heissen und trockenen Gegenden Ostjavas gefunden) erzeugt sehr wenig Pollen. In einem Querschnitt durch junge Antherenfächer sieht man pro Fach nur 3—4 Pollenmutterzellen. Die Mehrzahl dieser Zellen scheint zu misslingen. Bis zum Leptonemastadium sehen sie gewöhnlich normal aus, während die synaptischen Kerne schon mehr oder weniger geschrumpft sind. Später zeigen ganze Fächer Sporentetraden, die innerhalb der Pollenmutterzellen eingeschlossen bleiben und degenerieren. Andere Fächer dagegen zeigen eine Anzahl guter Körner. Das Tapetum ist hier mächtig entwickelt und besteht aus sehr grossen Zellen.

Natürlich findet fortwährend Kreuzung zwischen den Varietäten statt.

E. aquea ist völlig steril. Die Frucht hat die sehr typische Form eines kurzgestielten Hutpilzes. Es gibt zwei Varietäten, die sich nur in der Farbe der Frucht unterscheiden. In der Blattform und Fruchtform zeigen sie eine gewisse Annäherung an E. javanica D. Durch den niedrigeren Wuchs und die Kleinheit der Blüten unterscheidet sich E. aquea aber genügend von dieser Art. Eine andere Verwandschaft lässt sich nicht finden.

E. javanica ist überaus vielgestaltig. Ich habe meine Untersuchung auf vier zufällig im Schulgarten zu Bandung anwesende Exemplare beschränkt, welche A, B, C und D genannt wurden und ein sehr verschiedenes Bild zeigen. Der Baum E blühte einige Monate später und konnte nicht mehr untersucht werden.

Aus Abbildung 17 ergibt sich, dass der Blütenbau sehr verschieden ist und das aquea- und Jambos-Merkmale gemischt vorkommen. Das gilt auch in Bezug auf die Blatt-

form. In der gleichen Reihenfolge wie in Abb. 17 waren die Masse je eines durchschnittlichen Blattes: 12 × 6; 18 × 9,5; 20 × 9; 21 × 9; 25 × 6; 18 × 6½ und 20 × 4 cm.

Die Blattstiele waren (E nicht mitgezählt): 1½; 3; 3; 5; 10,6 und 8 mm. lang. Auch in der Fruchtform gleicht A am meisten E. Jambos und D der Art. E. aquea.

Die aufgezählten Merkmale illustrieren wohl genügend die starke Pleiotypie. Sollte es unter diesen Umständen gestattet sein, von Bastardierungsmerkmalen zu reden?

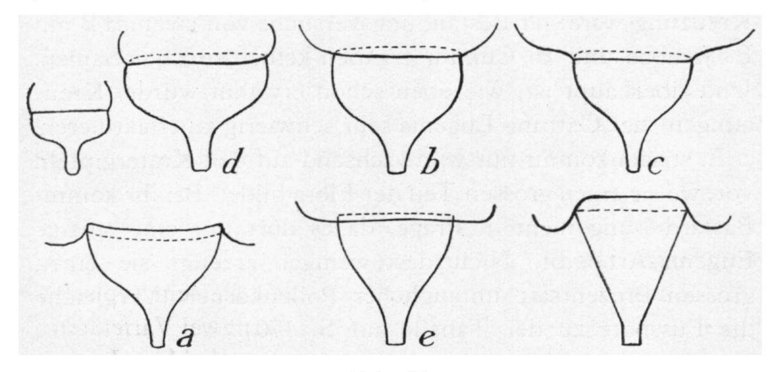


Abb. 17.
Fruchtknoten einiger Eugenia-Arten in gleichem Massstabe gezeichnet. Links oben: E. aquea. Rechts unten E. Jambos. Die übrigen E. javanica.

Zuerst müssen wir feststellen, dass natürlich eine Kreuzung zwischen E. aquea und E. Jambos wegen der Sterilität von E. aquea ausgeschlossen ist. Die Vergleichspflanzen sind nur darum angeführt worden, um die Abstufung deutlicher hervortreten zu lassen. Statt E. Jambos hätten wir auch eine andere schmalblättrige Art wählen können, wie z.B. E. densiflora.

Die Varietäten werden seit langem sowohl auf geschlechtlichem wie auf ungeschlechtlichem Wege (durch markottieren) fortgepflanzt. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung

findet fortwährend zwischen den verschiedenen Formen Bastardierung statt, sodass die meisten wahrscheinlich heterozygotisch sind. Vielleicht stammt die Sterilität der Form C bloss von einer solchen Kreuzung her. Dasselbe gilt vielleicht für die Parthenokarpie in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen. Die Formen sind dann durch Mutation von einer Stammart abzuleiten.

Es scheint mir nicht erlaubt, jede andere Entstehungsweise für unmöglich zu erklären. Auf alle Fälle fehlen aber die Beweise dafür, dass die „Art" E. javanica das Produkt einer Kreuzung wäre: 44 Bestäubungsversuche von javanica B mit E. Jambos und E. Cumini ergaben keinen einzigen Samen. Und überhaupt ist, wie oben schon erwähnt wurde, Kreuzung in der Gattung Eugenia sehr schwierig zu effektuieren.

E. striata kommt nur wildwachsend auf den Kratergipfeln vor, wo sie einen grossen Teil der Flora bildet. Bei ihr kommt Bastardierung nicht in Frage, da es dort nur eine einzige Eugenia-Art gibt. Nichtsdestoweniger erzeugt sie einen grossen Prozentsatz untauglicher Pollenkörner (Vergleiche die Fussnote zu der Tabelle auf S. 170).

Die polyembryonale Art E. malaccensis zeigt merkwürdigerweise besonders schöne und gleichmässige Pollenkörner. In den Pollenmutterzellen wurde eine deutliche Reduktion festgestellt. In den langen Spindeln liegen zu beiden Seiten 11 Chromosomen. Nach Miquel und Heyne gibt es mehrere Formen. Für Westjava kann ich dem aber nicht beistimmen, da ich stets nur eine und dieselbe Form antraf. Jene mit lackroten, kleinen, samenlosen Früchten, die Heyne als einzige erwähnt, beruht jedenfalls auf einem Irrtum. Wahrscheinlich hatte Heyne die bereits früher genannten, öfters vorkommenden samenlosen Früchte vom gewöhnlichen Baume in gepflücktem Zustande vor sich. Vielleicht sind aber auf Ambon (siehe Rumphius) mehrere Formen vorhanden.

Die unter dem Namen *„Klampok"* gezüchtete Eugenia densiflora umfasst nach Koorders viele Formen.

E. Jambos erzeugt guten Pollen, was auch wieder nicht auf Bastardierung hinweist: 10 % der Körner sind geschrumpft, die übrigen nicht ganz gleich gross. In mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten von fast reifen Antheren zeigten wenigstens 90 % der Körner sich reichlich mit Plasma gefüllt. Die Prozentzahl wird durch die gelegentlich auftretende totale Degeneration eines Antherenfaches gedrückt. In einer 5 % Rohrzuckerlösung sah ich die Keimung mit sehr verschiedener Schnelligkeit eintreten. Nach 24 Stunden zeigten 30—40 % der Körner einen kürzeren oder längeren Keimschlauch, während viele der anscheinend guten Körner noch nicht gekeimt waren. Diese ungleichmässige Keimung sah ich auch bei der wildwachsenden Art E. cymosa, von deren Pollenkörnern nach 24 Stunden in einer 10 % Rohrzuckerlösung nur der dritte Teil gekeimt war, trotzdem alle Körner vollkommen gleich aussahen.

E. Jambos unterscheidet sich von allen anderen Arten durch den Rosenduft der Früchte und ist meines Wissens monotypisch, was mit der rein mütterlichen Vererbung durch Adventivembryonen zusammenhängt, trotzdem auch hier, wie bei Taraxacum, Hieracium, Caulerpa u.a. Gattungen Artzersplitterung nach der mütterlichen Fortpflanzung möglich bleibt. Die Entstehung neuer Formen wäre sogar ganz in Übereinstimmung mit der Verjüngung der Initialzellen bei der Adventivembryonie. Parthenokarpie wurde nie beobachtet.

Wie in so vielen Fällen, gehen also auch bei Eugenia die Erscheinungen der Polymorphie, Bastardierung, Polyploidie und Sterilität mit Reduktionserscheinungen der geschlechtlichen Phase parallel. Hinter alledem steckt eine Potenz, welche sie alle umfasst und das normale Geschehen auf andere Gleisen bringt, sodass allerhand Sprünge vorkommen, wie Muta-

tionen in einer Drosophila-Zuchtflasche. Es ist aber nicht tunlich, diese mysteriöse Kraft einfach durch den Begriff „Bastardierung" auszudrücken. Nach den obigen Ausführungen über Eugenia scheint mir mit diesem einen Worte zugleich zu viel und zu wenig gesagt.

F. *Hormone und ähnliche Agentia.*

Unter den Punkten A—E war vornehmlich die Rede von zielgerichteten Faktoren, Potenzen der Pflanze. Statt eine kausale Erklärung zu geben, suchte man dabei das Wahrgenommene auf teleologischem Wege verständlich zu machen und in den Rahmen des Normalen einzupassen. Diese Versuche sind nicht unbegründet. Wie wir schon sahen, ist das Entstehen des Adventivembryos (ungeachtet seines Namens) kein zufälliger, unabhängiger Vorgang. Darum darf man aber eine kausale Erklärung nicht für überflüssig halten, ebensowenig als umgekehrt die kausale Erklärung alles übrige ersetzen kann. Übrigens waren bei den Auseinandersetzungen über Polyploidie bereits kausale Momente mit einbezogen.

Haberlandt hat die von ihm entdeckten Stoffe, die den Zellteilungsprozess beeinflussen, mit der Adventivembryonie in Zusammenhang gebracht 9). Absterbende Zellen sollen Stoffe liefern, die sogenannten Nekrohormone, welche die Zellen in der Umgebung so stimulieren, dass sie sich teilen und Wucherungen bilden. Der Einfluss ähnlicher Stoffe auf die vegetativen Gewebe nach Verwundungen war bereits früher einwandfrei festgestellt worden. Haberlandt versuchte nun, sie auch in der Nähe des Keimsackes entstehen zu lassen, u. zw. dadurch, dass er die Samenknospen mit Nadelstichen reizte. Bei Oenothera Lamarckiana erhielt er auf diesem Wege Wucherungen, die in den Embryosack hineinwucherten, plasmareich wurden und monstruöse Embryonen lieferten. Ein einziges Mal

kamen auf diesem Wege sogar richtige Embryonen zustande. Bei diesen Wucherungen waren sowohl Nucellus als Integumentepithel beteiligt. Haberlandts Resultate sind später von Elisabeth Hedemann 11) an Oenothera gigas und Mirabilis bestätigt worden.

Der Adventivembryonie soll nach Haberlandt praktisch dieselbe Erscheizung zugrunde liegen. Nur sind hier spontan absterbende Zellen die Ursache des Reizes. Dass dabei wohlausgebildete Embryonen zustande kommen, wird der Anwesenheit von embryobildenden Hormonen im Keimsack zugeschrieben.

Haberlandt beruft sich hierbei auf eine alte Mitteilung Cunninghams 5), nach welcher bei Ficus Roxburghii Adventivembryonie als Folge des Stiches einer Gallwespe auftritt. Diese Meinung Cunninghams bildet für die Hormonentheorie eine wichtige Stütze. Darum wollen wir diese Abhandlung etwas eingehender besprechen, um so mehr, als sie schwer zugänglich ist und in den Handbüchern immer wieder kritiklos zitiert wird.

Ein Eiapparat fehlt nach Cunningham, ebenso wie der ganze übliche Inhalt des Keimsackes. An dessen Stelle liegt eine grosse spindelförmige Zelle, welche sich sehr dunkel färbt. Unmittelbar darüber ist das Nucellusgewebe plasmareich und grosskernig und bildet eine dunkler gefärbte Kappe. Die Zellwände dieser Kappe werden später dick (Sic!). Zu gleicher Zeit wächst die grosse Zelle axial und tangential aus. Später erscheint im Zentrum dieses Gebildes eine Reihe von Zellen, welche vom Nucellus abstammen sollen. Seitwärts davon sind noch zwei weitere Zellen zu unterscheiden. Die „Zentrale Zelle" soll die Keimsackwand vor sich her stülpen, während die seitlichen zu langen Hörnern mit vielen Kernen auswachsen. Zur Verdeutlichung sind hier (Abb. 18) die betreffenden Figuren aus Cunninghams Tafeln zusammengestellt.

Jeder aber, der einmal weniger gut fixierte und gefärbte

Keimsackpräparate gesehen hat, muss die Angaben Cunninghams bezweifeln. Höchstwahrscheinlich lagen ihm ganz gewöhnliche Embryo- und Endospermbildungen vor. Die „Hörner" sind mit grösster Wahrscheinlichkeit auf das zusammengezogene Endospermprotoplasma mit Kernen zurückzuführen. Parthenogenetische Embryobildung bleibt wohl möglich, Nucellarembryonie ist aber völlig unbewiesen. Die Kappe mit den dickwändigen Zellen bedeutet nichts.

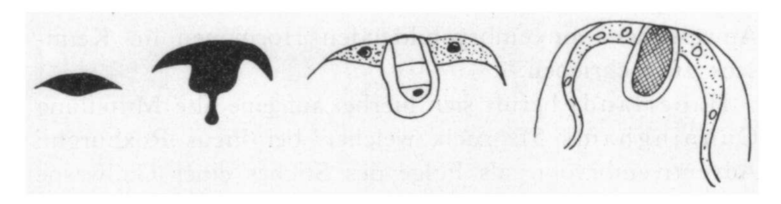


Abb. 18.
Entstehung des Embryos von Ficus Roxburghii nach Cunningham. [Nach den Abbildungen im Illustrations-Band des Jahrganges 1888].

Cunningham schreibt weiter, dass die Entwicklung zwar von Insektenbesuch abhängig ist, aber nicht wegen des mitgebrachten Pollens. Bestäubung sei schon deshalb ausgeschlossen, weil das Insekt niemals 10.000—12.000 Pollenkörner (die Zahl der Blüten) mitbringen könnte. Er meint sogar, dass überhaupt kein Pollen mitgebracht wird, da er auch auf den Stigmata nichts fand. Dagegen lässt sich einwenden, dass nicht alle Blüten bestäubt werden müssen und bei amphimiktischen Ficus-Arten doch gewiss Pollen in die Rezeptakeln durchdringt. Andrerseits aber müssten hier 10.000—12.000 Stiche der Wespe statt finden, wozu das Tier kaum imstande sein dürfte. Wenn es in den Rezeptakeln keine Eier ablegen kann, wird es wohl kaum so viele vergebliche Versuche machen.

Haberlandts Anschauung ist nicht direkt auf Cunninghams Mitteilungen und Schlüsse gegründet. Nach Cunningham entwickeln sich die Gallenblüten infolge

des Stiches und später auch die ♂ Blüten durch den stärkeren Saftzufluss. Erst darnach ist die Rede von den ♀ Blüten, welche auch angestochen werden.

Kurz vor dem Abschluss der vorliegenden Untersuchungen konnte der Verfasser noch ein Exemplar von Ficus Roxburghii (aus Vorder-Indien stammend) im Botanischen Garten zu Buitenzorg untersuchen. Trotz der Abwesenheit jeder Gallwespe waren die Blüten gut entwickelt. Trotzdem kein einziger „Samen" entstanden war, zeigten die älteren Feigen starke Schwellung (Diameter ± 8 cm) und Saftreichtum. Sie sind also im Gegensatz zu Cunninghams Mitteilung parthenokarp.

Alle Fruchtknoten in den ausschliesslich weiblichen Rezeptakeln waren beim Altern geschrumpft und leer geworden.

In den jungen Blüten befanden sich normale Embryosäcke mit 8 Kernen. Zur Zeit der Blütenreife waren die Antipoden verschwunden, Polkern und Eiapparat jedoch anwesend. Der Eiapparat jedoch ist so klein, dass Cunninghams Technik offenbar ungenügend war, um ihn aufzudecken.

Nach diesen Befunden ist Ficus Roxburghii vorläufig aus der Liste der nucellarembryonalen Pflanzen zu streichen und verliert auch in Bezug auf die Haberlandtsche Theorie an Bedeutung.[1])

Abgesehen vom Fall-Ficus ist die Haberlandtsche Auf-

---

[1]) Nach Nishimura aber (Jap. Journ. of Bot. 1922) soll bei Poa pratensis gelegentliche Polyembryonie infolge eines Insektenstiches vorkommen. Er erwähnt Embryonalsprossung und Adventivembryonie. Solange keine mehr ausführliche Bearbeitung erschienen ist, bleibt der Fall einigermassen undeutlich, um so mehr als Andersen 1) die Polyembryonie bei Poa pratensis als zur Gruppe B gehörend nachgewiesen hat. Die Abbildungen Nishimura's, die sich stets auf ältere Stadien beziehen, lassen keine Entscheidung zu.

fassung annehmbar. Dennoch kann sie nicht dazu dienen, alle beschriebenen Besonderheiten in der Fortpflanzung zu erklären.

Bei der Entwicklung des Keimsackes werden immer zahlreiche Zellen getötet. Warum sollte es somit nur in seltenen Fällen Apogamie und Adventivembryonie geben? Wenn in diesen Fällen wirklich Nekrohormone die Agentia der Pflanze sind, warum sieht man dann keine unregelmässigen Wucherungen, sondern nur Embryonen?

Was die Wucherungen neben abgestorbenen Keimsäcken anbelangt (vergleiche S. 173), so ist nach Tischler anzunehmen, dass hier eine Abschliessung interner Wunden vorliegt. Dass in diesem Wundgewebe bisweilen embryonale Bildungen entstehen, ist sehr wohl möglich, es soll aber daraus nicht geschlossen werden, dass jede besondere Embryobildung die Folge einer Verwundung ist.

Auf Eugenia Jambos lässt sich die Theorie jedenfalls nicht anwenden. Die plasmareichen Initialzellen entstehen im sehr jungen Nucellus, wenn der Keimsack noch 1-kernig ist. Vielleicht sind beim Wachsen des Keimsackes schon einige Zellen abgetötet worden (Siehe Abb. 5, die sich allerdings auf ein älteres Stadium bezieht), aber auch in Samenanlagen, wo der Keimsack unentwickelt blieb, entstehen plasmareiche Zellen.

Die Wucherungen bei E. malaccensis lassen viel besser eine Deutung im Sinne Haberlandts zu. Die Anordnung der Mikropyle entlang könnte hier vielleicht auf die Fortpflanzung eines stofflichen Reizes zurückzuführen sein, aber im Allgemeinen macht es nicht den Eindruck, dass physikalische Faktoren bei der Polyembryonie die primäre Ursache wären. Die Verknüpfung aller Abweichungen mit dem normalen Verlauf der Embryogenie, wie sie auf S. 160 gegeben ist, wäre dann auch sinnlos. Die Aposporie z.B. scheint wenig mit Hormonen zu schaffen zu haben.

Natürlich ist aber eine Bedeutung physischer Faktoren

als Mittel nicht auszuschliessen. Denn schliesslich handelt es sich bei der Apogamie und Nucellarembryonie nicht um neue Potenzen, sondern um habituell unterdrückte Potenzen der individuellen Zellen, sodass irgend ein Agens sie wieder wachrufen kann.

Dass hormonartige Stoffe als solche eine Rolle spielen können, wissen wir. Weiter kennt man verschiedene Strahlungen, die Wachstum und Teilung beeinflüssen. In erster Linie sei die Gurwitsche mitogenetische Strahlung erwähnt, die zur Teilung anregt und bereits für Fälle von Parthenogenesis verantwortlich gemacht wurde. Es ist nicht gut möglich, sie zur Erklärung der Verjüngung vegetativer Zellen im Nucellus und Integument, wie z.B. in Abb. 6, heranzuziehen.

Auch Röntgenstrahlen können differenzierte Zellen zu lebhaftem Wachstum veranlassen, was auf eine leichte Störung irgendeines Gleichgewichts oder einer Dominanz zurückgebracht wird. Es wäre aber gar zu spekulativ, in unserer Frage wie in der Krebsforschung nach einem Zusammenhang mit Röntgenstrahlen zu suchen. Und doch, wenn alle unter A—F genannten Faktoren zusammen betrachtet werden, so fällt uns eine gewisse Übereinstimmung mit den in der Krebsforschung bekannten Kräften auf. Unser Problem zeigt eine gewisse Verwandtschaft mit der Krebsfrage. Bilder wie Abb. 14 wirken auf Krebsforscher sogar höchst suggestiv. Das Epithel scheint hier geradezu parasitierende Geschwülste zu bilden, die das umliegende Gewebe zerstören. Durch die Untersuchungen von E. Stein über Phytocarcinome 24) sind beide Gebiete noch näher zueinander gerückt. Radiumbestrahlte Pflanzen (und deren F 1) zeigen vielerlei Wucherungen. Es gibt dabei auch solche der Tapetenzellen, welche die Pollenmutterzellen verdringen, so wie sie bei den Tapetumwucherungen in sterilen Bastarden und bei E. Cumini M. schon bekannt sind. Darum wäre es interessant, die Geschlechtszellen

vieler Pflanzen einer leichten, graduierten Bestrahlung zu unterwerfen und sie darnach zytologisch zu untersuchen.

Wieviel Adventivembryonie und Krebskrankheit gemeinschaftlich haben, wird besonders beim Lesen zytologischer Arbeiten über Krebsgeschwülste deutlich 15). Auch hier begegnet man als Ursachen oder Begleiterscheinungen Polyploidie, traumatischer Reizung und disharmonischen Chromosomensätzen (Heterozygotie, inäquale Teilung).

Natürlich darf man auch die Unterschiede nicht übersehen. Krebs ist eine Abweichung innerhalb der Zelle, Adventivembryonie betrifft an sich normale Zellen. Andererseits aber stammen auch Krebszellen von normalen Zellen ab. Vielleicht wird auch hier einmal die Pathologie eine Erklärung des artspezifischen Geschehens geben.

Haberlandt schreibt in seinem Artikel, dass der Beeinflussung durch Nekrohormone tiefere Ursachen zugrunde liegen dürften. Meines Erachtens können wir nicht genug darauf achten. Das ganze Geschehen um die Adventivembryonie herum weist auf Beziehungen zum Leben des Individuums und der Art hin wie z.B. die Häufung verschiedener Abweichungen innerhalb eines Genus und die Beziehungen zum normalen Generationswechsel. Der Grund liegt im Leben selbst; wir können aber versuchen, die Wege zu entdecken, so wie es in den vorhergehenden Seiten geschah. Vielleicht wird eine genauere zytologische Untersuchung (neben der chemischen und physischen Forschung) die Verhältnisse, unter denen sich die Zellen der Dominanz des Individuums entziehen, klarlegen.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

1. Die Unterscheidung zwischen Polyspermie und Polyembryonie ist unrichtig.
2. Bei Eugenia Jambos und E. malaccensis kommt wahre Polyembryonie vor. Es sind bis zu 13 Embryonen in einem Samen angetroffen worden. Die von Tiwary als

als polyembryonal erwähnte Art E. Cumini ist auf Java normal, ebenso wie viele andere untersuchte Arten.

3. Es kommen vielfach abnorme Keimpflanzen vor. Ob dabei Spaltung oder Verwachsung vorliegt, ist nicht entschieden.
4. In dem Nucellus von E. Jambos entsteht eine Embryosackmutterzelle, die einen 5-kernigen Embryosack liefert. Diakinese wird beobachtet. Reduktion und Befruchtung werden auf indirektem Wege wahrscheinlich gemacht. Autonome Apogamie ist ausgeschlossen.
5. Neben dem einkernigen Keimsack entstehen bei E. Jambos embryonale Zellen, welche sich teilen, in den Keimsack gelangen und sich zu Embryonen entwickeln.
6. Der Eiembryo degeneriert wahrscheinlich. Kreuzungsresultate sollen diese Auffassung bestätigen, wobei die Selbsterilität zu Hilfe gerufen wird.
7. Die Adventivembryonen von E. Jambos entwickeln sich autonom, sterben aber mangels Nahrung ab, wenn Befruchtung ausbleibt.
8. Bei E. malaccensis entstehen Adventivembryonen aus dem Integumentepithel.
9. Alle untersuchten Eugenia-Arten zeigen Gefässbündel im Integument.
10. E. Cumini ist normal geschlechtlich, selbststeril. E. javanica ist sehr polymorph, bisweilen stimulativ parthenokarp und zeigt viele Sterilitätserscheinungen. E. aquea ist absolut steril und autonom parthenokarp.
11. Die Nucellarembryonie von E. Jambos ist eine Reduktionsform der normalen Fortpflanzung. Apogamie, Aposporie und andere Erscheinungen sind Zwischenformen.
12. Die Chromosomverhältnisse bei Eugenia deuten nicht auf Polyploidie als Ursache der Adventivembryonie.

E. Jambos und E. malaccensis haben keine Bastardierungsmerkmale. Dagegen sind diese anwesend bei E. javanica und E. Cumini.

13. Die Nekrohormonen-Theorie der Nucellarembryonie findet an Eugenia auch keine Bestätigung. Die Untersuchung Cunninghams über Ficus Roxburghii, die eine Stütze bildete, ist wertlos.

(Arbeit aus dem botanischen Institut der Universität Amsterdam.)

Literaturverzeichnis.

Aufgenommen wurden hier nur die mehr oder weniger ausführlich besprochenen Arbeiten. Für die nur in Übersichten genannten Fälle von Parthenogenesis und Adventivembryonie sei nach den Handbüchern 7), 9) und 23) verwiesen.

1 A. M. Andersen. Development of the female Gametophyte and caryopsis of Poa pratensis and P. compressa. Journ. Agric. Res. Bd. 34, 1927.

2 W. Bally. Zwei Fälle von Polyembryonie und Parthenogenesis. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. Jahrgang 98, 1916.

3 G. Böös. Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla. Acta Univ. Lund. N.S. Bd. 13 No. 4, 1917.

4 F. Brieger. Histologisch-morphologische Untersuchungen an sterilen Artbastarden. Planta VI, 1928.

5 D. D. Cunningham. On the fertilization of Ficus Roxburghii. Ann. Royal Bot. Garden Calcutta 1888.

6 M. Ensign. Venation and senescence of polyembryonic Citrusplants. Am. J. of Bot. VI, 1919.

7 A. Ernst. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. G. Fischer, Jena, 1918.

8 ———. Embryobildung bei Balanophora. Flora Bd. 106, 1913.

9 G. Haberlandt. Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Z. Blt. Bd. 42, 1922.

10 T. F. Hanausek. Über symmetrische und polyembryonische Samen von Coffea arabica. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XIII, 1895.

11 Elisab. Hedemann. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei Mirabilis uniflora und Mirabilis Froebelii. Biol. Z. Blt. Bd. 51, 1931.

12 K. Heyne. De nuttige Planten van Nederlandsch-Indië. Buitenzorg, 1927.
13 M. Hille Ris Lambers. Polyembryonie en Polyspermie bij Koffie. Arch. voor de Koffiecultuur IV, 1930.
14 H. Kappert. Erbliche Polyembryonie bei Linum usitatissimum. Biol. Z. Blt. Bd. 53, 1933.
15 M. Levine. Studies in the Cytology of Cancer. The Am. J. of Cancer XV.
16 J. Modilewsky. Neue Beiträge zur Polyembryonie von Allium odorum. Ber. d. D. Bot. Ges. XLVIII, 1930.
17 L. v. d. Pijl. Über Polyembryonie, insbesondere von Eugenia. Handelingen zesde N.I. Nat.-Wet. Congres 1931, Bandoeng.
18 ———. De Kalkflora van Padalarang. De Tropische Natuur. Jahrg. 1933. Batavia.
19 K. Schnarf. Embryologie der Angiospermen (Handb. d. Pfl. Anat. Linsbauer X/2) Borntraeger, 1929.
20 P. N. Schürhoff. Zur Phylogenie des Angiospermen Embryosackes. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 37, 1919.
21 ——— und Frz. J. Jüssen. Nucellarembryonie bei Spathiphyllum Potinii. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 43, 1925.
22 ———. Zur Apogamie von Calycanthus. Flora Bd. 116, 1923.
23 ———. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, 1926.
24 E. Stein. Über Gewebeentartung in Pflanzen als Folge von Radiumbestrahlung. Biol. Z. Blt. Bd. 49 und 50, 1929 und 1930.
25 G. Tischler. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Arch. f. Zellf. Band 5, 1910.
26 N. K. Tiwary. On the Occurrence of Polyembryony in the Genus Eugenia. Journ. of the Indian Bot. Soc. Vol. V, 1926.
27 ———. Further observations on the seeds and seedlings of Eugenia Jambolana Lamk. Journ. Ind. Bot. Soc. Vol. VIII, 1929.
28 M. Treub. L'organe femelle et l'apogamie de Balanophora elongata. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, Bd. 15, 1898.
29 H. Winkler. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. G. Fischer, Jena, 1920.
30 Woodworth. Polyembryony and Parthenogenesis of Alnus rugosa Spreng. Science LXX. S. 192, 1929.
31 A. Zimmerman. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin te Buitenzorg No. 67, 1904.
